

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Taimeökoloogia õppetool

Anette Sepp

TAIM-TAIM KOEVOLUTSIOONI TÄHTSUS LOONIIDU KOOSLUSE KUJUNEMISEL

Magistritöö

Juhendajad: prof. Kristjan Zobel,
PhD Marina Semtšenko

Tartu 2014

Sisukord

1. Sissejuhatus	3
2. Materjal ja metoodika	12
2.1. Kasutatud liigid	12
2.2. Katse ülesehitus	13
2.3. Mõõtmised	17
2.4. Andmeanalüüs	18
3. Tulemused	21
3.1. Töötluste mõju maapealsetele tunnustele	21
3.1.1. Töötluste mõju maapealsele biomassile	21
3.1.2. Töötluste mõju taksonoomilisele mitmekesisusele	21
3.2. Töötluste mõju maa-alustele tunnustele	27
4. Arutelu	30
Kokkuvõte	36
Summary	38
Tänuõnad	40
Kasutatud kirjandus	41

1. Sissejuhatus

Maismaataimed on üldjuhul sessiilsed ning sellest tulenevalt mängib kohalik abiootiline ja bioootiline keskkond nende arengus kogu ontogeneesi vältel olulist rolli (Broz *et al.* 2010; Krouk *et al.* 2011). Taimed konkureerivad omavahel peamiste ressursside pärast – fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus (PAR), vesi ja mullatoitained –, mis mängivad olulist rolli taime paljunemisel ja ellujäämisel koosluses (Wilson & Tilman 1993; Falik *et al.* 2005; Ballaré 2009; Broz *et al.* 2010).

Nii liigikaaslaste kui erinevat liiki isendite ruumiline jaotus keskkonnas määrab, milliseks kujuneb ressursside kättesaadavus ja millised on kooslusesisesed konkurentsisuhted (Callaway *et al.* 2003; Falik *et al.* 2005; Broz *et al.* 2010). Interaktsioonid taimede vahel varieeruvad tugevast konkurentsist soodustussuheteni (ingl *facilitation*) ning sõltuvad tihti keskkonnatingimustest (Callaway *et al.* 2003). Selleks, et taim oleks võimeline teiste taimedega konkureerima, vajab ta usaldusväärseid signaale keskkonnast konkurentsivõime kohta. Taimed peavad otsustama erinevate signaalide kaudu olulise üle ja seeläbi keskkonnas kohanema (Pierik *et al.* 2013).

Kuna taimed on fotoautotroofsed organismid, on fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus (PAR) taimede eksistentsi aluseks, võimaldades neil sünteesida eluks ja kasvuks vajalikke orgaanilisi ühendeid. PAR-i intensiivsuse, spektraalse koostise, kestuse ja suuna muutused annavad taimele informatsiooni kasvukeskkonna kohta (Franklin 2008). PAR-i vähenemine limiteerib taime süsihappegaasi fikseerimisvõimet ja seega biomassi akumulatsiooni, mis vähendab taime kasvu ja konkurentsivõimet (Ballaré 2009).

Punase-kaugpunase kiirguse (R:FR) suhet peetakse olulisimaks PAR-i kvaliteedi signaaliks keskkonnas (Ballaré 2009), mida taim tajub kiirguse lainepikkusele tundlike pigmentide fütokroomide vahendusel (Shmitt & Wulff 1993; Franklin 2008). Rohelisi lehti läbides või neilt peegeldudes neelatakse osa punasest kiirgusest fotosünteesiaparatuuride poolt, kaugpunase kiirguse hulk ei muutu. Vähenenud R:FR kiirguse suhet tõlgendavad taimed varjutamisena naaberisendite poolt (Ballaré 2009; Broz *et al.* 2010).

Naabertaimede lähedusest tingitud madal punase-kaugpunase valguse suhe vallandab taimes fütokroomi vahendusel rea plastilisi muutusi, mida nimetatakse varju vältimise sündroomiks (ingl *shade avoidance syndrome*, SAS) (Poorter & Nagel 2000; Franklin 2008; Ballaré 2009). SAS-i korral rakendab taim fototroopilist liikumist, mis on

suunatud eemale madala R:FR suhtega piirkonnast, taim suurendab pikkuskasvu, leherootsude elongatsiooni, toimub hüponastia jne (Ballaré 2009).

Varjutamine ei pruugi alati omada taime jaoks negatiivset tähendust. Suurema taime võra võib väiksemale taimele mõjuda positiivselt, vähendades temperatuurist tingitud stressi, transpiratsiooni ja kaitstes tuule poolt tekitatavate kahjude eest (Callaway 2007). Teiste taimede tekitatud vari kaitseb ka lühilainelise UV-B kiirguse eest, mis kahjustab taimerakkude DNA-d, membraane, võib muuta valkude struktuuri ning tekitab oksüdatiivset stressi. Nende kahjustuste tagajärjel väheneb taime fotosünteesivõime ning taime kasv (Gerhardt *et al.* 2008). Semchenko *et al.* (2012) täheldasid, et paljude liikide jaoks pole täielik varju puudumine eelistatav variant. Taimekasv oli suurim töötluses, kus taimed said 50% täisvalgusest. Selline mõju ei olnud seletatav stressi vähendava soodustussuhtega, sest suurenenud kasvureaktsioon oli suurim stressitaluvatel liikidel, mis peaksid varju puudumisega seonduva stressiga kõige paremini kohastunud olema.

Taime juuresüsteem on äärmiselt plastiline toitainete otsingutel nii oma arhitektuurilt kui ka morfoloogialt (Wang *et al.* 2007; Hodge 2010). Juuresüsteemi peamine roll on taime toetada, aidata omastada ning transportida vett ja toitaineid (Badri & Vivanco 2009; Hodge 2010). Selle kohta, kuidas taimed vee otsingutel käituvad, ning kas vee ja toitainete ammutamine on omavahelises seoses, puudub selge ülevaade (Wang *et al.* 2007). Vee defitsiit inhibeerib taime produktiivsust gaasivahetuse ja fotosünteesi kaudu. Fotosüntees aga mõjutab otseselt taime kasvu ja biomassi. Veedefitsiidi tekkel suurendab taim allokatsiooni juurtesse, suurendades nii juurte pindala ja muutes vajaliku vee kättesaamise taime jaoks lihtsamaks (Hodge 2010; Li *et al.* 2011). On täheldatud, et veestressi korral ei ole taim võimeline mullast saadud toitaineid täielikult ära kasutama (Ewers *et al.* 2000). Vee defitsiit mõjutab maapealse/maa-aluse allokatsiooni mustrit üldjuhul vähem kui toitainete puudus (Poorter & Nagel 2000).

Toitainete limiteeritus on tugevaim allokatsiooni mõjutaja. Toidupuudusel suunatakse ressursid eelistatult juurtesse maapealse biomassi arvel, suurendades nii oma maa-alust konkurentsivõimet (Gersani *et al.* 1998; Gersani *et al.* 2001; Maina *et al.* 2002; Falik *et al.* 2003; Murphy & Dudley 2009; Poorter *et al.* 2012). Taimed reageerivad naabertaimedele olenevalt nende identiteedist ja keskkonnatingimustest. On leitud, et taimede otsuseid allokatsiooni suunamisel toitainete kontsentratsioonist olenemata võib jaotada kolmeks: a) neutraalne – juurte kasvul ei ole kindlat suunda; b) vältiv – juurekasv

suunatakse naabrist eemale; c) ründav – juurekasv suunatakse naabertaimede suunas (Semchenko *et al.* 2007; Cahill & McNickle 2011).

Eeldatavalt kasutavad esimest strateegiat enamasti taimed, kes ei suuda eristada võõrast taime geneetiliselt identsest taimest (Maina *et al.* 2002). Samuti suunavad taimed juurekasvu piirkonda, kus võib esineda konkurente, kui nad ei saa kasvukeskkonnast piisavalt informatsiooni konkurentide olemasolust (Croft *et al.* 2012). Juurekasvu investeerimisel on aga oma hind ning katsed on näidanud, et suunates kasvu juurtesse väheneb taimede paljunemisedukus (Gersani *et al.* 2001; Maina *et al.* 2002). Semchenko *et al.* (2007) näitasid, et osa taimedest ei pruugi muuta oma kasvustrateegiat naabertaimest lähtuvalt ning nende juurte jaotus on sümmeetriline olenemata toitainete paigutusest. Toitainete jaotusest olenemata sümmeetrilist juuresüsteemi jaotust näitasid Cahill *et al.* (2010) olukorras, kus taimel puudusid konkurendid.

Paljud katsed on näidanud, et taimed reageerivad erinevalt geneetiliselt identsete naabrite ja geneetiliselt kaugete naabrite korral (Mahall & Callaway 1992; Gersani *et al.* 1998; Gersani *et al.* 2001; Maina *et al.* 2002; Falik *et al.* 2003; Holzapfel & Alpert 2003; Gruntman & Novoplansky 2004; Falik *et al.* 2005; Karban & Shiojiri 2009; Lepik *et al.* 2012). Tundes naabertaimena ära geneetiliselt identse taime või sugulase vähendab taim juurekasvu naabri suunas (Gersani *et al.* 2001; Holzapfel & Alpert 2003; Gruntman & Novoplansky 2004; Callaway & Mahall 2007). Mitmed eksperimendid on näidanud, et füüsiline kokkupuude on naabertaimede äratundmisel oluliseks signaaliks, mis viib muudatusteni juurekasvu strateegias (Mahall & Callaway 1991; Mahall & Callaway 1992; Mahall & Callaway 1996; Holzapfel & Alpert 2003; Semchenko *et al.* 2007). On näidatud, et juurekasv suunatakse sugulastaimest eemale (Gersani *et al.* 1998; Gersani *et al.* 2001; Falik *et al.* 2003; Holzapfel & Alpert 2003; Gruntman & Novoplansky 2004; Falik *et al.* 2005; Callaway & Mahall 2007). Selline asümmeetriline juuresüsteemi jaotus vähendab konkurentsi lähisuguluses olevate taimede vahel, tagades jätkusuutliku arengu kõigile sama liigi esindajatele (Holzapfel & Alpert 2003). On täheldatud, et konkureerides samas kasvukohas mitme liigikaaslasega ammutavad kõik taimed toitaineid mullast ligikaudu võrdselt (Gersani *et al.* 1998).

Võõra taime naabruses kasvades üritab taim üldjuhul assimileerida võimalikult palju toitaineid naabri kasvukeskkonnas. Selleks suunatakse ressursid juurekasvu, et suurendada juuresüsteemi ruumala. Kui aga naabertaimed kasutavad sarnast strateegiat, ei pruugi

ükski taim juurekasvu suurendamisest kasu saada ning tekib nn ühisomandi tragöödia (Gersani *et al.* 2001; Maina *et al.* 2002; Holzapfel & Alpert 2003; Semchenko *et al.* 2007; Murphy & Dudley 2009). Sellises olukorras võisteldakse kiirema juurekasvu pärast, mida tehakse teiste organite kasvu arvelt, vähendades maapealse osa kasvu ja seemnetoodangut (Gersani *et al.* 2001; Maina *et al.* 2002; Milla *et al.* 2009). Ühisomandi tragöödia tähendab individuaalse kasu saamist hetkeni, mil vabad ressursid lõppevad ning sellest tulenev kahju jaguneb kõigi osalejate vahel (Hardin 1968).

Mikroorganismid on levinud kõigis taimekooslustes ning nad avaldavad olulist mõju taimede kasvule ja paljunemisele (Bever *et al.* 1997). Mitmed uuringud on näidanud, et mullaorganismide liigilisel koosseisul on suur mõju taimede käitumisele. Muutes oma mullakeskkonna füüsikalist, keemilist ja bioloogilist olemust saavad taimed parandada oma võimekust võrreldes konkurentidega, mis lõpptulemusena viib koosluse koosseisu ja mitmekesisuse muutusteni (Bever *et al.* 1997; Harrison & Bardgett 2010; van der Putten *et al.* 2013).

Kui varasemalt keskenduti taim-taim interaktsioonide uurimisel peamiselt maapealsetele aspektidele, siis üha enam leidub uurimusi, mille kohaselt taimede suhted mullaelustikuga võivad oluliselt mõjutada taimede omavahelisi interaktsioone, koosluste liigirikkust, ohtrussuhteid ja liigilist koosseisu (Moora & Zobel 1996; Bever *et al.* 1997; Bever *et al.* 2010; Harrison & Bardgett 2010; van der Putten *et al.* 2013). Mikroorganismid võivad mõjutada taimekoosluste dünaamikat ja kooseksisteerimist läbi ressursside jaotamise, ühiste mükoriisa võrgustike loomise ja taim-muld tagasiside mehhanismi kaudu (Bever *et al.* 2010).

Protsessi, mille käigus toimub taimede ja mullaorganismide vaheline vastastikune mõjutamine, nimetatakse taim-muld tagasisideks (ingl *plant-soil feedback*). Viimastel aastatel on kasvanud ökoloogide teadlikkus taim-muld tagasiside juhtivast rollist taimekoosluste dünaamika määramisel, eriti suktsessiooni ja invasiooni korral (Bever *et al.* 1997; Bonanomi *et al.* 2005; Kulmatiski *et al.* 2008; Bever *et al.* 2010; Harrison & Bardgett 2010; van der Putten *et al.* 2013). Taim-muld tagasiside on nähtus sellest, kuidas taimed muudavad mulla kooslust juure eksudaatide, juurte lagunemise, vaenlaste ja sümbiontide tundlikkuse kaudu ning kuidas need muutused parandavad või halvendavad taime edasist kasvu. Taim-muld tagasiside uuringud on üles ehitatud kahel arusaamal: a) taimed põhjustavad liigispetsiifilisi muutuseid mullas; b) taimed demonstreerivad liigispetsiifilisi

vastuseid neile muutustele (Bever 1994). Taim-muld tagasiside on vahendatud abiootiliste mulla tingimuste (nt toitainete kättesaadavuse) või biootiliste tingimuste (nt mikroorganismide kohalolek) kaudu.

Taimeliik võib mõjutada mullakeskkonda viisil, mis soodustab liigi enda kasvu võrreldes teiste liikidega ehk mõjudes taimele positiivse tagasisidena. Positiivne taim-muld tagasiside väljendub paremas toitainete kättesaadavuses taimele mulla mikroobide stimuleerimise kaudu, mille abil soodustatakse mükoriisete seente tegevust toitainete omastamisel (Harrison & Bardgett 2010). Positiivne tagasiside peaks eeldatavalt viima monokultuuride tekkeni ja aeglustama suktsessiooni käiku (Bonanomi *et al.* 2005). Negatiivse tagasiside korral mõjutab taimeliik iseenda kasvu negatiivselt ning tema kasv on soodustatud teiste taimede poolt kujundatud mullas (Kulmatiski *et al.* 2008; van der Putten *et al.* 2013). Negatiivne tagasiside hõlmab endas liigispetsiifiliste parasiitide, patogeenide ja juureherbivooride akumulereerumist, mis võib vähendada juurte võimet toitaineid omastada (Bever 1994; Klironomos 2002; Kulmatiski *et al.* 2008; Harris & Bardgett 2010). Tagasiside mõju suurus on sõltuvuses patogeenide tihedusega (Bever 1994; Bever *et al.* 1997). Juhul kui tagasiside mõjutab sarnaselt nii taime, mis on ise mulla koostist mõjutanud, kui ka taime, kelle jaoks antud muld pole kodumuld, on tegemist taim-muld tagasisidega koosluse tasandil (Bever *et al.* 1997). Taim-muld tagasiside võib niisiis esineda nii liigi- kui ka koosluse ja mõistagi ökosüsteemi tasandil (Miki 2012).

On leitud, et koosluse tasandil on tagasiside enamasti negatiivne (Bever 1994, Bever *et al.* 1997, Klironomos 2002). Kulmatiski *et al.* (2008) poolt läbi viidud uuring, mis hõlmas endas 329 taim-muld tagasiside katse tulemusi, kinnitas, et taim-muld tagasiside on oluline mehhanism taimede kooseksisteerimisel ja mitmekesisuse tagamisel just looniitudel, kus tagasiside oli alati negatiivsem kui teistes kooslustes. Katsed on näidanud, et negatiivset tagasisidet kogenud liikide esindajad on madala arvukusega, vähem negatiivse või positiivse tagasiside korral oli taimede arvukus suurem (Bever 1994; Bever *et al.* 1997; Klironomos 2002, Kulmatiski *et al.* 2008; Kos *et al.* 2013). Siiski leidsid Revilla *et al.* (2012), et positiivse tagasiside mõju koosluse mitmekesisusele ei tohiks alahinnata.

Mükoriisa ehk seenjuur on ühe või mõlema partneri jaoks vajalik sümbiootiline ühendus taime juurte ja seente vahel, mille kaudu toimub toitainete omastamine: taim saab seenelt mineraalaineid ja seen taimelt süsinikku (Brundrett 2009). Arbuskulaarne mükoriisa (AM) on vanim mükoriisatüüp maismaataimede seas (Finlay 2008). AM on ka

kõige levinum mükoriisatüüp ja temaga moodustab sümbioosi ligikaudu 80% taimeliikidest (Strack *et al.* 2003). On näidatud, et AM seened aitavad taimedel omastada kuni 80% vajaminevast fosforist, 60% vasest, 25% lämmastikust, 25% tsingist ja 10% kaaliumist (Marschner & Dell 1994). Suur AM-i kontsentratsioon mullas võib teistel juhtudel muutuda taimetele hoopis kahjulikuks. AM-i poolt tekitatud süsiniku kadu võib osutuda taime jaoks liialt suureks ja ületada sümbioosist saadava kasu (Graham & Eissenstat 1998). Gange ja Ayres'i (1999) välja käidud mudeli kohaselt saab taim sümbioosist enim kasu olukorras, kus AM-ga nakatumine või AM-i tihedus mullas on keskmisel tasemel. Antud mudeli kohaselt ei mõjuta taimede kooseksisteerimist mitte ainult AM-i olemasolu, vaid ka nakatumise aste.

Arbuskulaarsel mükoriisal on võime muuta taimekoosluse struktuuri (Moora & Zobel 1996; Moora & Zobel 1998; Klironomos 2000; Croft *et al.* 2012). Koos suktsessiooni arenguga muutub ka arbuskulaarse mükoriisa tihedus ning võib tekkida ühine seeneniitide võrgustik, mida naabertaimed saavad jagada. Ühine seeneniitide võrgustik võib soodustada taimeliikide kooseksisteerimist toitainete võrdsel jaotamisel võrgustikuga seoses olevate koosluses domineerivate ja vähem domineerivate liikide vahel (Hart *et al.* 2003). Croft *et al.* (2012) näitasid, et ühise seeneniitide võrgustikuga liitumine sõltub liitumise kasumlikkusest taimetele. Valiku teeb taim olenevalt toitainete omastamise maksumusest. Juhul kui toitainete omastamise hind kujuneb taimetele ühise seenevõrgustikuga ühinedes soodsaks, on liitumine eelistatud. Kui taim tunnetab seoses võrgustikuga liitumisega konkurentsi kasvu, on tal mõistlikum investeerida juurekasvu, suurendada enda konkurentsivõimet ning loobuda ühise seenevõrgustiku kasutamisest (Croft *et al.* 2012).

Arbuskulaarse mükoriisa liigid erinevad teineteisest pakutavate hüvede poolest taimedele nagu näiteks toitainete või vee omastamine ja kaitse patogeenide vastu (Klironomos 2000). Lisaks otsesele mõjule võib AM mõjutada taim-taim interaktsioone ka kaudselt (Zobel *et al.* 1997; Goverde *et al.* 2000; Barea *et al.* 2002). AM taimed võivad osutuda herbivooridele atraktiivsemateks kui taimed ilma AM sümbioosita, seega võivad viimased saavutada dominantsuse. Olukord võib siiski olla ka vastupidine (Goverde *et al.* 2000). Osa mullas elavatest bakteritest stimuleerib taimekasvu sünergilise mõju abil AM-i kaudu ning see võib avalduda taime paremas toitainete omastamises, juure harunemises või patogeenide tõrjumises (Barea *et al.* 2002).

Taimi mõjutavad pidevalt erinevad biotilised ja abiotilised stressiallikad juure ja mulla kokkupuutepinnal, millele taim reageerib erinevaid kemikaale eritades selleks, et ennast kaitsta negatiivsete mõjude eest ja soodustada positiivseid interaktsioone (Badri & Vivanco 2009). Kõige vähem toodavad juureeksudaate idandid. Eksudaatide tootmine suureneb kuni taime õitsemiseni ja sealt alates tootmine taaskord väheneb (Aulakh *et al.* 2001). Juureeksudaatide tootmine on positiivses korrelatsioonis juurekasvuga – aktiivselt kasvav juuresüsteem eritab rohkem eksudaate (Garcia *et al.* 2001). Juureeksudaadid vahendavad risosfääris nii positiivseid kui ka negatiivseid interaktsioone ning nende mõju naabertaimetele võib olla kas otsene või kaudne (Inderjit & Callaway 2003; Bais *et al.* 2006).

Allelokemikaalideks nimetatakse kemikaale, mida ühe liigi organismid kasutavad selleks, et mõjutada teisest liigist organismi kasvu, tervist, käitumist või populatsiooni bioloogiat (Whittaker & Feeny 1971). Juureeksudaatide kaudu toimub suurim allelokemikaalide sisend risosfääri. Lisaks juurtele jõuavad allelokemikaalid risosfääri lehtedelt ja vartelt leostudes, lenduvate gaaside või biomassi lagunemise kaudu (Bertin *et al.* 2003; Weir *et al.* 2004). Erinevad juurte kaudu eritatavad taimemürgid mõjutavad taime metaboliitide tootmist, fotosünteesi, hingamist, idanemist, juure ja võsu kasvu jne. Selline taimefüsioloogia, kasvu ja ellujäämise mõjutamine võib omakorda muuta taime- ja mullakoosluse koosseisu ja dünaamikat (Bais *et al.* 2006; Weißhuhn & Prati 2009).

Allelopaatia võib olla autotoksiline ehk toimub kahe samast liigist isendite vahel (Weir *et al.* 2004; Jilani *et al.* 2008) või heterotoksiline ehk toimub kahe erinevast liigist isendite vahel (Jilani *et al.* 2008). Eriti palju uuritakse allelokemikaalide rolli invasiivsete taimede levikul (Badri & Vivanco 2009; Lankau 2010; Inderjit *et al.* 2011). Eksootiliste taimede bioloogilise invasiooni korral ei ole kohalikud taimed suure tõenäosusega kunagi kokku puutunud invasiivse taime toksiinidega. „Uue relva hüpoteesi“ (ingl *The Novel Weapons Hypothesis*) kohaselt on taimedel, kes on varem kokku puutunud invariantidega, eelis taimede ees, kes puutuvad invasiivsete taimedega kokku esimest korda ja on palju tundlikumad fütotoksiinide suhtes (Bais *et al.* 2003).

Tihti on keeruline näidata juurte kaudu eritatud kemikaalide eraldiseisvat mõju taimekasvule ilma teiste faktorite mõjuta nagu näiteks mullamikroobide poolt mulla lagundamisel toodetud toksiliste kemikaalide mõju (Lau *et al.* 2008). Allelokemikaalidega võib toimuda muutus eritamisest mõjutatava taimeni jõudmisel. Tihti toimub muutus just mikroorganismide kaudu (Badri & Vivanco 2009). Mikroobid võivad allelokemikaalide

efektiivsust võimendada, muutes nad veelgi mürgisemateks kõrvalproduktideks. Sealsamas võivad mikroorganismid lagundada allelokemikaalid vähem mürgisteks kõrvalproduktideks või tarbida neid orgaanilise süsiniku allikana (Inderjit & Callaway 2003; Inderjit 2005).

Aktiivsütt kasutatakse laialdaselt ökoloogilistes uurimustes, mille eesmärgiks on allelopaatiliste ühendite rolli väljaselgitamine taimedevahelises konkurentsisis. Aktiivsüsi käitub adsorbendina paljude orgaaniliste ühendite suhtes ning peaks seega vähendama suurel jaol allelokemikaalide mõju ja võimaldama juureeritiste mõju uurimist ressursside omastamisel (Lau *et al.* 2008; Weißhuhn & Prati 2009; Wurst *et al.* 2010). Kui taimed reageerivad naabertaime poolt eritatud kemikaalidele, siis omab naabri identiteet ja olemasolu mõju taimede kooseksisteerimisele ja koosluse koosseisule (Inderjit & Callaway 2003). Kasvuhuone katsetes on aktiivsüsi edukalt eemaldanud juurte poolt eritatud fütotoksiine (Mahall & Callaway 1992). Looduses tehtud katsetes ei saada aktiivsöe adsorbeerivas toimes täiesti kindel olla (Kulmatiski & Beard 2006).

Aktiivsöe lisamisele mulda on leitud ka mitmeid negatiivseid aspekte, mille hulka kuuluvad ebapiisav aktiivsete bioloogiliste ühendite adsorbtsioon, muude allelopaatia mõjule kaasa aitavate metaboliitide sisaldamine, mõju mullavee mahutavusele, mõju anorgaanilistele toitainetele, mulla pH muutus, mõju idanemisele, mõju sümbioosi tekkele ja mikroorganismide tegevusele (Inderjit & Callaway 2003; Kulmatiski & Bear 2006; Lau *et al.* 2008; Weißhuhn & Prati 2009; Kabouw *et al.* 2010; Wurst *et al.* 2010). Sellest tulenevalt võib aktiivsüsi muuta taime kasvu ja toimetulekut ilma et allelopaatia olulist rolli mängiks. See, kuidas ja kas aktiivsüsi mõjutab taime käitumist, sõltub lisatava aktiivsöe omadustest (Wurst *et al.* 2010).

Magistritöö eesmärgiks oli uurida a) kas vanade niidukoosluste taimepopulatsioonide koevolutsioon mängib rolli koosluse produktiivsuse ja struktuuri seisukohalt; b) milline on juureeritiste ja mikroorganismide roll taimedevaheliste interaktsioonide vahendajana. Selleks loodi tehiskooslused, milles kasvasid koos liigid, mis olid eeldatavalt koevolutsioneerunud (samas koosluses kooseksisteerinud genotüübid) või liigid, mis olid teineteisele võõrad (erinevatest kooslustest pärit genotüübid). Taimed, mida koosluste loomisel kasutati, olid pärit neljalt erinevalt looniidult Põhja-Euroopast. Mikroorganismide mõju uuriti taimedele tuttavate või võõraste mikroobide inokuleerimisega ja mulla steriliseerimisega ning juureeritiste rolli uurimiseks kasutati aktiveeritud sütt. Seejärel mõõdeti töötluste mõju koosluse maapealsele biomassile,

liigirikkusele ning ühtluse ja diversiteedi indeksitele. Samuti mõõdeti töötluste mõju juurte biomassile, juure eripikkusele, keskmisele diameetrile, juurte kogupikkusele, juurkoe tihedusele ning juurte ja võsu biomasside suhtele. Tuginedes eelnevatele empiiriliste ja teoreetiliste tööde tulemustele võiks arvata, et pikaajaliselt koevolutsioneerunud kooslustes ja ilma eelneva kooseksisteerimise ajaloota kooslustes on taimedevaheliste interaktsioonide iseloom ja mikroorganismide ning juureeritiste roll erinev.

2. Materjal ja metoodika

2.1. Kasutatud liigid

Käesoleva töö eesmärkide saavutamiseks rajati potieksperiment, kus külvati kunstlikud kooslused looniitudel kogutud seemnetest. Seemned korjati neljalt pikaajaliselt karjatatud looniidult Lääne-Eestist, Gotlandilt (Rootsi), Ölandilt (Rootsi) ja Inglismaa lõunarannikult 2012. aastal. Kolm Eestis mitte asuvat looniitu valiti välja kriteeriumi järgi, et antud looniitude liigilised koosseisud oleksid võimalikult sarnased Lääne-Eesti looniidule. Aasta, mil seemned korjati, juhtus olema üpris kuiv ja seemnesaak oli kasin. Seega määras taimeliikide valikul olulist rolli piisav seemnete hulk ja idanevus, mida eelnevalt eksperimentaalselt kontrolliti.

Katses kasutati kokku 26 looniitudel kasvanud taimeliiki, mis pärinesid Eestist (Uisu loopealne Virtsu lähistel; 12 liiki), Gotlandilt (14 liiki), Ölandilt (13 liiki) ja Inglismaalt (11 liiki; Tabel 1).

Table 1. Katses kasutatud taimeliikide nimekiri (nomenglatuur pärineb allikast Leht 2007). Plussmärgiga (+) on tähistatud liigid, mida vastavast päritolukooslusest kasutati.

	Lääne-Eesti (12 liiki)	Gotland (14 liiki)	Öland (13 liiki)	Lõuna- Inglismaa (11 liiki)
<i>Brachypodium pinnatum</i> P. Beauv				+
<i>Briza media</i> L.	+		+	
<i>Bromus erectus</i> Huds.				+
<i>Campanula glomerata</i> L.	+			
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	+	+	+	
<i>Carex flacca</i> Schreb.		+	+	+
<i>Carlina vulgaris</i> L.	+	+		
<i>Centaurea scabiosa</i> L.				+
<i>Cirsium acaule</i> (L.) Scop.		+	+	
<i>Festuca ovina</i> L.		+		+
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench.	+	+		+
<i>Galium verum</i> L.	+	+	+	+
<i>Globularia vulgaris</i> L.		+	+	
<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Mill.			+	
<i>Helictotrichon pratense</i> (L.) Besser			+	
<i>Hypericum perforatum</i> L.	+	+	+	
<i>Inula salicina</i> L.	+	+	+	
<i>Leontodon hispidus</i> L.	+			+
<i>Phyteuma tenerum</i> R. Schulz				+
<i>Pilosella officinarum</i> F. W. Schultz et Sch. Bip.		+	+	
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	+			+
<i>Prunella vulgaris</i> L.		+	+	
<i>Scabiosa columbaria</i> L.				+
<i>Sesleria caerulea</i> (L.) Ard.	+	+	+	
<i>Solidago virgaurea</i> L.	+			
<i>Veronica spicata</i> L.		+		

2.2. Katse ülesehitus

Eksperiment seati üles Tartu Ülikooli Ökoloogia ja Maateaduste Instituudi Tartus asuva Raja tänava avatud katseplatsile 2012. aasta maikuu lõpus ning see kestab tänase päevani.

Katses kombineeriti faktoriaalselt kolme eksperimentaalset töötlust, igal töötlusel oli kaks taset. Eksperimentaalsed töötlused olid järgnevad:

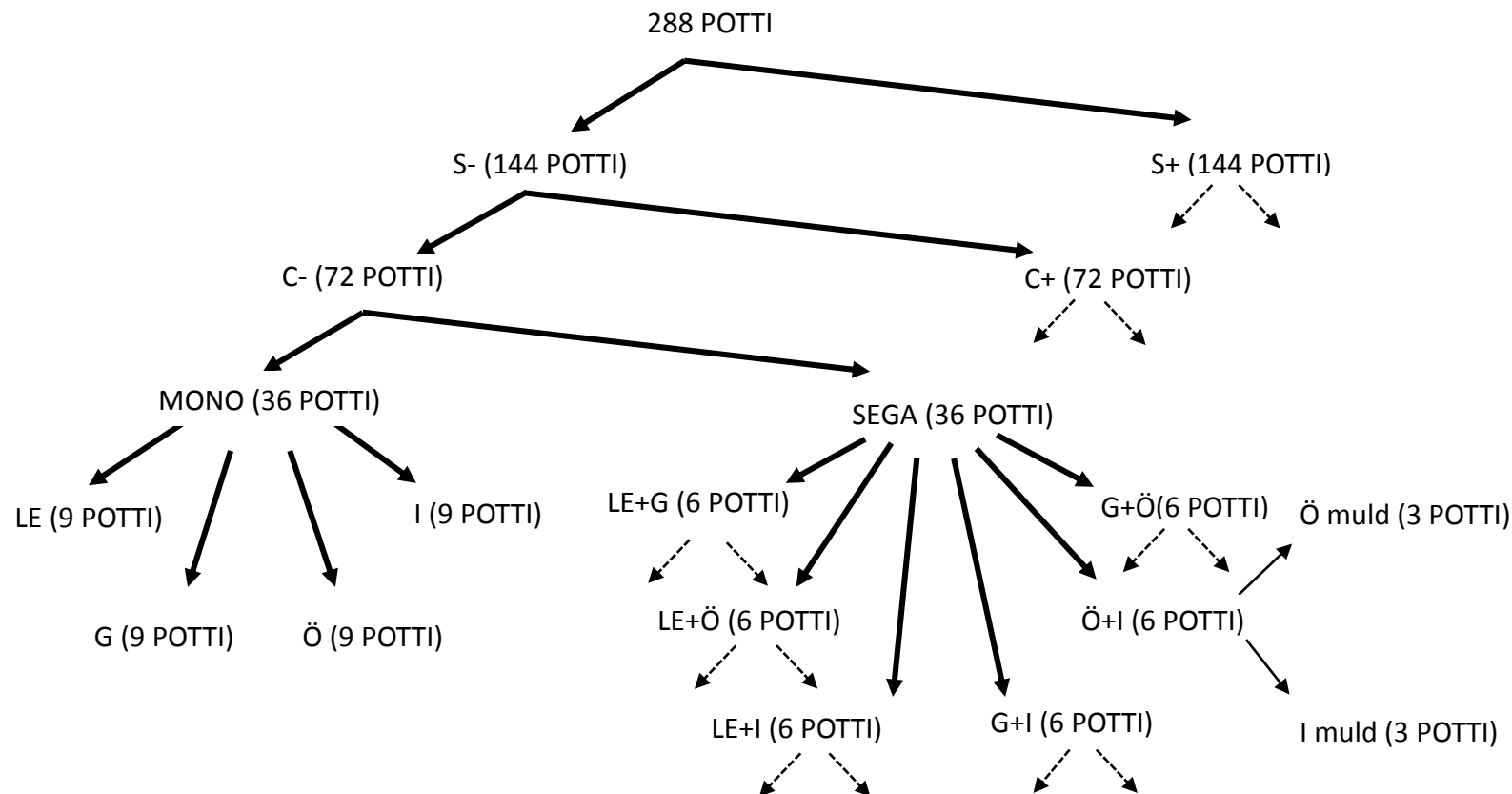
- 1) **kooslus** – ühes potis kasvasid a) samast kooslusest pärit isendid (edaspidi „monokooslus“); b) kahest erinevast kooslusest pärit isendid (edaspidi „segakooslus“);
- 2) **söetamine** – katsepottide mullasegule 13 g aktiivsöe a) lisamine (edaspidi „söega“); b) lisamata jätmine (edaspidi „söeta“);
- 3) **steriliseerimine** – katsepottide mullasegule lisati 150 g looduslikku mulda, mis a) oli steriliseeritud gammakiirguse abil (edaspidi „steriliseeritud“); b) polnud steriliseeritud (edaspidi „steriliseerimata“). Monokoosluste korral lisati mullasegule koosluse kasvukohast pärit mulda. Seega, steriliseerimata töötluses inokuleeriti muld taimedele juba tuttavate mikroorganismidega. Segakoosluse korral lisati mullasegule looduslikku mulda, mis pärines ühest potis kasvava koosluse kasvukohast. Seega olid steriliseerimata töötluses mikroorganismid, mis kasvukoha mullaga potti lisati, pooltele taimeliikidele tuttavad, pooltele võõrad. Igas segakoosluse töötluses lisati pooltele pottidele ühest kooslusest mulda ja pooltele teisest kooslusest mulda (Joonis 1).

Eksperimentaalsete töötluste kombinatsioonide arv oli $2 \times 2 \times 2 = 8$.

Katses kasutati 288 plastikust 5-liitrist potti. Igasse potti külvati 8 erinevat taimeliiki, mille seemned olid eelnevalt võrdselt ära jaotatud pottide vahel, kuhu antud taimeliike külvati (jagamine toimus nii, et olemasolevad seemned jaotati silma järgi võrdseteks kuhjakesteks). Eranditeks olid *Briza media* ja *Carex flacca*, mida istutati potidesse. Istutamise põhjuseks oli seemnete vähesus. Sellest lähtuvalt eelmainitud kahe taimeliigi seemned idandati ja istutati seejärel vajalikesse pottidesse. Liiki *Briza media* istutati ettenähtud pottidesse kaks, liiki *Carex flacca* neli isendit. Katses kasutatud taimeliigid valiti välja pärast 16-päevast idanemiskatset, mis viidi läbi 2012. aasta kevadel. Loodud koosluste näol on tegu kunstlike kooslustega, mille liigiline koosseis oli eelnevalt määratud. Seemned eelnevalt steriliseeriti, hoides neid 10 minutit kaaliumpermanganaadi lahuses. Praeguseks ajahetkeks on katse kestnud kaks vegetatsiooniperioodi. Mõlema vegetatsiooniperioodi vältel randomiseeriti pottide asukohta katseplatsil kahel korral, et vältida mikrokliimaatilistest erinevustest tingitud efekte.

Potid, kuhu taimed külvati, täideti algselt mullaseguga, mis oli kokku segatud liivast ja Tallinna lähistelt pärit loopealse mullast suhtega 1:2. Mullasegu steriliseeriti eelnevalt 15 kGy gammakiirgusega. Igasse potti pandi 5,2–5,5 liitrit steriliseeritud mullasegu. Vastavalt

töötlustele külvati (või istutati *Briza media* ja *Carex flacca* puhul) potti kas kaheksa ühest ja samast kooslusest pärinevat taimeliiki (monokooslus) või kaheksa taimeliiki, millest pooled (neli taimeliiki) pärinesid ühest kooslusest ja pooled (neli taimeliiki) teisest kooslusest (segakooslus). Koosluse töötluste abil sooviti uurida taimede koevolutsiooni tähtsust koosluse struktuuri kujunemisel. Igasse potti valiti juhuslikult kaheksa liiki vastava koosluse liikide nimekirjast (Tabel 1). Segakoosluse puhul valiti juhuslikult neli liiki ühest kooslusest ja neli teisest nii, et valitud liigid kahe koosluse vahel ei kattuks. Järgnevalt jaotati potid mullatöötluste (söetamine, steriliseerimine) vahel samuti juhuslikult. Lisaks algsele steriliseeritud mullasegule lisati igasse katsepotti veel 150 g mulda. Olenevalt töötlustest oli see muld kas steriliseeritud 15 kGy gammakiirgusega või steriliseerimata, seega inokuleeriti mikroobidega pooled potid. Monokoosluste puhul oli lisatav muld pärit nende kasvukohast, segakoosluste korral aga potis kasvavatest kahest kooslusest ühe koosluse kasvukohast. Pooltesse katsepotidesse lisati mõlema vegetatsiooniperioodi alguses 13 g aktiivsütt (suhtega 1:420; Compo, Münster, Saksamaa). Esimese vegetatsiooniperioodi alguses segati aktiivsöe pulber mullaseguga enne taimede külvamist. Teisel vegetatsiooniperioodil lisati aktiivsüsi veesuspensioonina kastes mullapinnale. Söetamise töötluste eesmärgiks oli juureeritiste rolli uurimine koosluse väljakujunemisel. Aktiivsüsi adsorbeerib väga efektiivselt oma pinnale orgaanilisi ühendeid ja selle lisamine mulda vähendab juureeritiste mõju taimedele ja mullaorganismidele.



Joonis 1. Katse skeem. Näidatud on töötluste jaotumine, sulgudes korduste arv. Tähistes: S- – steriliseerimata töötlus; S+ – steriliseeritud töötlus; C- – söeta töötlus; C+ – söega töötlus; MONO – monokooslus; SEGA – segakooslus; LE – Lääne-Eesti kooslus; G – Gotlandi kooslus; Ö – Ölandi kooslus; I – Inglismaa kooslus. Katkendjoonega on tähistatud töötluste dihhotoomset jaotumist sarnaselt näidatud osaga.

Pärast taimede külvamist kaeti potid pooleteiseks nädalaks katteloori ja kilega, et kaitsta idandeid intensiivse valguse, tugeva tuule ning vihma eest. Taimi kasteti mõlema vegetatsiooniperioodi jooksul olenevalt ilmastikutingimustest. Vegetatsiooniperioodide lõpus, hilissügisel, kaeti potid vahtpolüstüreeni graanulitega (ehk penoplasti graanulitega), et tagada isolatsioon talvekülmade eest. Uue vegetatsiooniperioodi alguses eemaldati vahtpolüstüreeni graanulid pottidest.

2.3. Mõõtmised

Mõlema vegetatsiooniperioodi lõpus lõigati ära taimede maapealsed osad umbes 1 cm kõrguselt mullapinnast. Taimede lõikamine toimus esimesel vegetatsiooniperioodil septembri alguses ja teisel vegetatsiooniperioodil juuli keskpaigas. Esimesel vegetatsiooniperioodil lõigati maapealne biomass hiljem, et võimaldada noortel taimedel suuremaks kasvada. Teisel vegetatsiooniperioodil toimus biomassi lõikamine pärast taimede õitsemist ja seemnete valmimist. Igast potist lõigatud taimed sorteeriti liikide kaupa. Taimede lõikamine ning liikide sorteerimine toimus mõlema vegetatsiooniperioodi lõpus ühe nädala jooksul. Seejärel viidi taimed kuivatuskappi, kus nad kuivasid 75°C juures 48 tundi. Pärast kuivatamist kaaluti liikide kaupa iga poti biomass 0,0001 g täpsusega (Mettler Toledo NewClassic MF, ML104).

Esimese vegetatsiooniperioodi lõpus võeti igast potist 2 juureproovi, kasutades teritatud servaga metallist toru läbimõõduga 2,3 cm. Kahe mullaproovi ruumala kokku oli 125 cm³. Mullaproovide võtmise asukoht potis otsustati iga poti puhul eraldi. Mullaproove võeti viisil, mis kahjustas potis kasvavaid taimi võimalikult vähe. Mullaproovidest pesti välja juured ning need külmutati -18°C kraadi juures. Seejärel valiti iga poti juureproovist 20–30 esinduslikku juurt, mis skaneeriti kasutades EpsonPerfection V700 Photo (Epson, Jaapan) skannerit. Skaneerimisel saadud pilt analüüsiti programmiga WinRhizo Pro 2008a (Regent Instruments Inc., Quebec, Kanada), mis võimaldas hinnata juurte kogupikkust ja keskmist diameetrit. Pärast skaneerimist kuivatati juuri kuivatuskapis 48 tundi 70°C juures ning seejärel kaaluti 0,0001 g täpsusega (Mettler Toledo NewClassic MF, ML104).

2.4. Andmeanalüüs

Koosluste struktuuri ja produktiivsuse kirjeldamiseks maapealse biomassi andmete alusel arvutati poti kogu maapealne biomass, liigirikkus ja ühtluse ning diversiteedi indeksid. Biomassi arvutamiseks liideti kõigi potis kasvanud taimeliikide biomass. Liigirikkus oli potis leidunud taimeliikide arv. Diversiteeti (taksonoomilise mitmekesisuse näitaja, milles kajastub nii liigirikkuse kui ühtluse komponent) hinnati Simpsoni dominantsusindeksi pöördväärtuse kaudu (Hill'i indeks N_2 ; valem (1)) (Alatalo 1981),

$$N_2 = \frac{1}{\lambda} = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2} \quad (1)$$

kus S tähistab liigirikkust, p_i tähistab i -nda liigi osakaalu koosluses, λ tähistab Simpsoni dominantsusindeksit. Ühtluse arvutamiseks kasutati Alatalo (1981) poolt soovitatud suhet, kus lugejaks on Hill'i indeks N_2 , millest oli lahutatud indeksi minimaalne võimalik väärtus ja nimetajaks Hill'i indeks N_1 ehk eksponent Shannoni entroopia indeksist (2), millest oli samuti lahutatud indeksi minimaalne võimalik väärtus.

$$N_1 = \exp \left(- \sum_{i=1}^S (p_i \ln p_i) \right) = \exp(H') \quad (2)$$

Ühtlus avaldus seega järgmiselt (3):

$$F_{2,1} = (N_2 - 1) / (N_1 - 1) \quad (3)$$

Koosluseomaste tunnuste arvutamisel võeti arvesse ka liigid, mille isendid olid liiga väikesed, et sattuda 1 cm kõrguselt mahaloigatud biomassi hulka. Nende puhul määrati indekse arvutamisel liigi biomassiks 0,0001 g. Biomassi ja liigirikkuse andmed naturaallogaritmidega enne statistilist analüüsi.

Lisaks arvutati samad tunnused eraldi segakooslustes kasvanud taimede jaoks, jagades eelnevalt liigid kaheks nende päritolu põhjal. Näiteks arvutati biomass Lääne-Eesti ja Gotlandi segakoosluse pottides Lääne-Eesti ja Gotlandi liikide jaoks eraldi. Seejärel lisati analüüsil mudelisse juurde mulla päritolu töötlus – taimed kasvasid kas a) mullas, mis oli pärit taimede päritolu kooslusest ehk taimed inokuleeriti neile tuttavate mikroorganismidega (edaspidi „kodumuld“); b) mullas, mis oli pärit taimedele võõrast

kooslusest mulda ehk taimed inokuleeriti neile tundmatute mikroorganismidega (edaspidi „võõras muld“). Söetamise ja steriliseerimise töötused jäid samaks.

Juureproovide alusel mõõdeti või arvutati juurte kogu biomass, juure eripikkus, diameeter, juurte kogu pikkus, juurkoe tihedus ning juurte ja võsu biomasside suhe (edaspidi „juur:võsu suhe“). Kõik tunnused naturaallogaritmidega enne statistiliste analüüside läbiviimist. Juurte biomassi saamiseks jagati juureproovi mass mullaproovide ruumalaga (125 cm^3) ja seejärel korrutati saadud tulemus kogu potis oleva mulla ruumalaga, milleks oli katse mahavõtmise ajaks $\sim 4670 \text{ cm}^3$. Juure eripikkuse arvutamiseks jagati skaneeritud juurte pikkus skaneerimisele kuulunud proovi kuiva massiga. Juurte keskmine diameeter saadi skaneeritud proovi mõõtmisel, kasutades programmi WinRhizo 2008a (Regent Instruments Inc., Quebec, Kanada). Juurte kogupikkuse saamiseks jagati juureproovi mass mullaproovide ruumalaga ning saadud tulemus korrutati potis oleva mulla ruumalaga. Juurkoe tiheduse saamiseks jagati skaneeritud juurte mass skaneeritud juurte ruumalaga, mis oli arvutatud, kasutades programmi WinRhizo 2008a (Regent Instruments Inc., Quebec, Kanada). Juur:võsu suhe saadi kogu juurte biomassi jagamisel maapealse biomassiga.

Statistilises analüüsis olid sõltuvateks muutujateks maapealse biomassi alusel arvutatud tunnustest logaritmitud biomass, logaritmitud liigirikkus, ühtluse ja diversiteedi indeksid. Juureproovide alusel arvutatud ja mõõdetud tunnustest olid sõltuvateks muutujateks juurte summaarne biomass, juurte eripikkus (pikkus massiühiku kohta), keskmine diameeter, juurte kogupikkus, juurkoe tihedus (juurte suhteline kuivainesisaldus) ja juur:võsu biomassi suhe. Koosluse, söetamise ja steriliseerimise töötused olid lisatud mudelitesse sõltumatute fikseeritud faktoritena. Kui ülalmainitud mudelites osutus oluliseks koosluse ja steriliseerimise või koosluse ja söetamise faktorite koosmõju, teostasin lisaks analüüsi, kasutades segakoosluse andmeid eraldi, selgitamaks, kas mullamikroobide või juureeritiste mõju segakoosluses kasvavatele taimedele oli erinev sõltuvalt sellest, kas taimed kasvasid kodumulla või võõra mulla mikroobidega koos. Segakoosluses kasvanud taimede analüüsis olid sõltumatuteks fikseeritud faktoriteks mulla päritolu, söetamise ja mulla steriliseerimise töötused. Lisaks oli mudelitesse lisatud juhusliku faktorina „pott“ arvestamaks, et samast potist saadi kaks vaatlust – liigid kodumullas ja liigid võõras mullas. Andmeid analüüsiti programmiga R 3.1.0 (R Core Team 2014), kasutades pakette *car* (Fox & Weisberg 2011), *multcomp* (Hothorn *et al.* 2008) ja

nlme (Pinheiro *et al.* 2011). Tunnuste keskmiste kahekaupa võrdlemiseks viidi läbi Tukey *Post-hoc* analüüs.

Selle töö autor (Anette Sepp) osales mulla segamisel ja pottidesse jaotamisel, taimede külvamisel ja istutamisel, taimede kastmisel, taimede lõikamisel ja sorteerimisel, taimede kaalumisel, statistiliste analüüside läbiviimisel. Seemned korjasid Maria Abakumova, Rein Kalamees, Anu Lepik, Kersti Püssa, Marina Semtšenko, Marge Thetloff ja Kristjan Zobel. Töö autorit aitas mulla segamisel ja pottidesse jaotamisel Siim Nettan. Taimede külvamisel ja istutamisel olid abiks Maria Abakumova, Rein Kalamees, Anu Lepik, Siim Nettan, Kersti Püssa, Merilin Saarma, Sirgi Saar, Marina Semtšenko, Marge Thetloff, Qiaoying Zhang ja Kristjan Zobel. Taimede kastmisel olid abiks Maria Abakumova, Anu Lepik, Siim Nettan, Merilin Saarma, Sirgi Saar, Marge Thetloff ja Qiaoying Zhang. Taimede lõikamisel ja sorteerimisel olid abiks Maria Abakumova, Anu Lepik, Erik Loide, Siim Nettan, Merilin Saarma, Sirgi Saar, Marina Semtšenko, Marge Thetloff, Qiaoying Zhang ja Kristjan Zobel. Kaalumisel olid abiks Siim Nettan ja Eva Lind. Statistiliste analüüside tegemisel oli abiks Marina Semtšenko. Juured skanneeris Qiaoying Zhang, juurte tunnuste statistilise analüüsi teostasid töö autor, Marina Semtšenko ja Qiaoying Zhang.

3. Tulemused

3.1. Töötluste mõju maapealsetele tunnustele

3.1.1. Töötluste mõju maapealsele biomassile

Esimesel vegetatsiooniperioodil (2012. aastal) ei omanud ükski töötlus olulist mõju koosluse maapealsele biomassile (Tabel 2). Teisel vegetatsiooniperioodil (2013. aastal) osutus oluliseks mulla steriliseerimise peamõju. Steriliseeritud mullas oli maapealne biomassi 19% võrra suurem kui steriliseerimata mullas (Tabel 3).

Ka segakoosluses kasvanud taimi eraldi vaadeldes ei omanud biomassile 2012. aastal ükski töötlus olulist mõju (Tabel 4). 2013. aastal omas segakoosluses kasvanud taimede biomassile olulist mõju söetamise ja mulla päritolu töötluste koosmõju. Kodumullas kasvades oli söe lisamisel biomassile positiivne mõju, võõras mullas oli söe lisamisel aga negatiivne mõju biomassile (Tabel 5).

3.1.2. Töötluste mõju taksonoomilisele mitmekesisusele

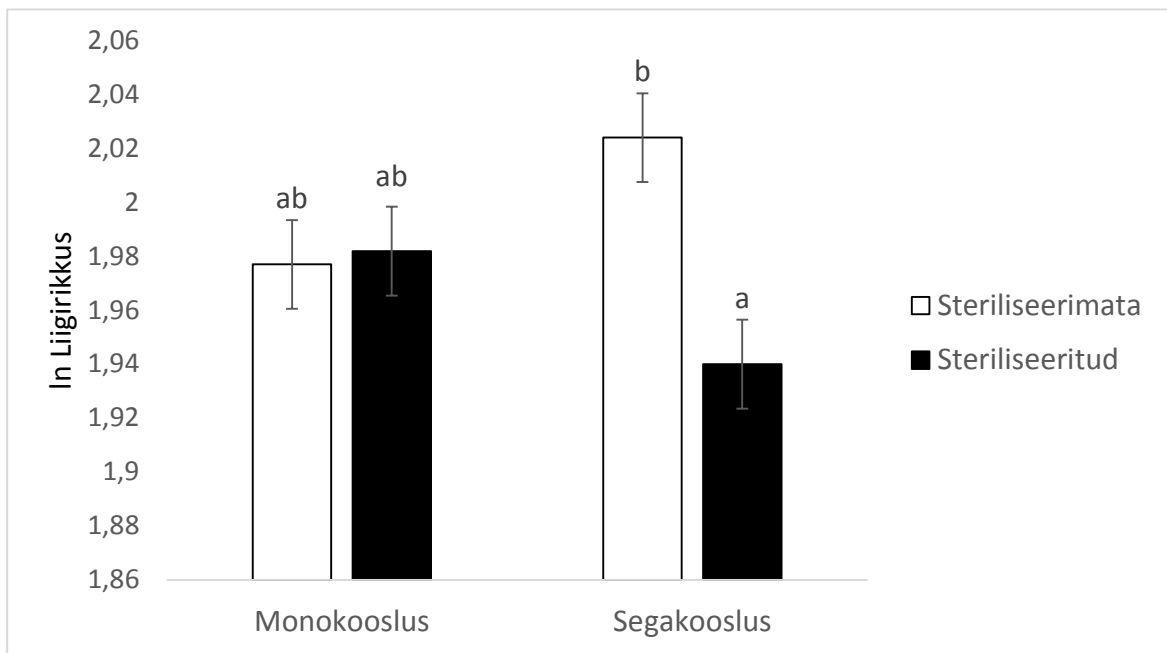
Esimesel vegetatsiooniperioodil (2012. aastal) ei omanud ükski töötlus olulist mõju liigirikkusele (Tabel 2). Teisel vegetatsiooniperioodil (2013. aastal) osutusid olulisteks söetamise ja mulla steriliseerimise töötluste peamõjud. Söe lisamine vähendas liigirikkust 3,7% võrra. Samuti omas olulist mõju koosluse tüübi ja mulla steriliseerimise töötluste koosmõju (Tabel 3; Joonis 2). Monokooslusele mulla steriliseerimise töötlus olulist mõju ei avaldanud. Mulla steriliseerimine segakoosluses aga põhjustas olulise languse liigirikkuses.

Tabel 2. Koosluse tüübi, söetamise (C) ja mulla steriliseerimise (Ster) töötluste mõju kooslust iseloomustavatele tunnustele 2012. aastal (ANOVA). Tabelis on näidatud vabadusastmete arv (df), F statistiku väärtused ja nende statistiline olulisus (P). Paksu kirjaga on tähistatud statistiliselt olulised mõjud ($P < 0,05$).

	Biomass (g)			Liigirikkus			Ühtlus			Diversiteet		
	F	Df	P	F	Df	P	F	Df	P	F	Df	P
Kooslus	2,56	1	0,1108	0,01	1	0,9207	1,44	1	0,2313	2,87	1	0,0911
C	1,47	1	0,2260	0,17	1	0,6761	0,16	1	0,6931	0,14	1	0,7064
Ster	0,01	1	0,9066	0,65	1	0,4204	5,46	1	0,0202	9,01	1	0,0029
Kooslus*C	0,43	1	0,5130	2,86	1	0,0918	0,82	1	0,3645	1,00	1	0,3174
Kooslus*Ster	0,18	1	0,6708	0,26	1	0,6086	4,01	1	0,0462	2,87	1	0,0913
C*Ster	0,43	1	0,5107	0,13	1	0,7197	1,08	1	0,3005	0,11	1	0,7383
Kooslus*C*Ster	0,16	1	0,6861	1,09	1	0,2978	0,55	1	0,4596	0,88	1	0,3482
Jääk		280			280			280			280	

Tabel 3. Koosluse tüübi, söetamise (C) ja mulla steriliseerimise (Ster) töötluste mõju kooslust iseloomustavatele tunnustele 2013. aastal (ANOVA). Tabelis on näidatud vabadusastmete arv (df), F statistiku väärtused ja nende statistiline olulisus (P). Paksu kirjaga on tähistatud statistiliselt olulised mõjud ($P < 0,05$).

	Biomass (g)			Liigirikkus			Ühtlus			Diversiteet		
	F	Df	P	F	Df	P	F	Df	P	F	Df	P
Kooslus	0,12	1	0,7314	0,02	1	0,8765	6,89	1	0,0091	2,44	1	0,1193
C	2,90	1	0,0895	5,43	1	0,0205	0,31	1	0,5805	4,41	1	0,0367
Ster	42,00	1	<0,0001	5,84	1	0,0163	8,29	1	0,0043	33,40	1	<0,0001
Kooslus*C	0,01	1	0,9221	1,17	1	0,2813	0,19	1	0,6635	1,48	1	0,2243
Kooslus*Ster	0,20	1	0,6561	7,37	1	0,0071	0,26	1	0,6139	0,29	1	0,5925
C*Ster	0,78	1	0,3769	0,02	1	0,8776	0,47	1	0,4914	0,00	1	0,9649
Kooslus*C*Ster	0,50	1	0,4786	0,06	1	0,8047	0,12	1	0,7296	0,02	1	0,8780
Jääk		280			280			280			280	



Joonis 2. Koosluse tüübi ja mulla steriliseerimise töötluste koosmõju naturaallõgariitmide liigirikkusele katse teisel vegetatsiooniperioodil (2013. aastal). Näidatud on keskmine \pm standardviga. Erineva tähega märgitud keskmised tulpade kohal erinevad teineteisest oluliselt ($P < 0,05$; Tukey test).

Juhul, kui võeti vaatluse alla ainult segakoosluse potid ja jagati nendes olevaid liike kodumullas kasvavateks ja võõras mullas kasvavateks liikideks, siis mõjutas 2012. aastal liigirikkust mulla steriliseerimise ja päritolu koosmõju (Tabel 4; Joonis 3a). Steriliseeritud kodumullas kasvades jäi vegetatsiooniperioodi lõpuks alles rohkem liike kui steriliseerimata mullas. Võõras mullas kasvanud taimede puhul oli tulemus vastupidise suunaga – steriliseerimata võõras mullas oli liigirikkus suurem kui steriliseeritud mullas.

Segakoosluste analüüsis osutusid 2013. aastal liigirikkusele oluliseks mulla steriliseerimise mõju ning söetamise ja mulla päritolu töötluste koosmõju (Tabel 5; Joonis 3b). Söeta kodumullas oli liigirikkus madalam kui söega kodumullas. Võõras mullas kasvanud taimede korral oli söeta töötluses liigirikkus suurem kui söega mullas.

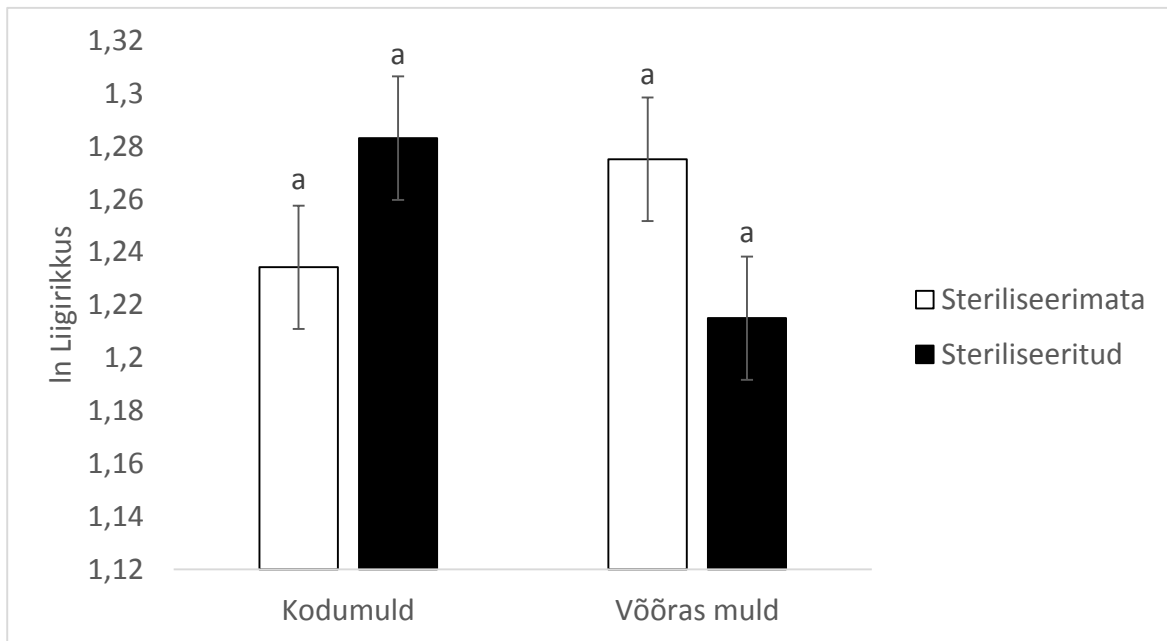
Tabel 4. Mulla steriliseerimise (Ster), söetamise (C) ja päritolu (Muld) töötluste mõju segakooslusi iseloomustavatele tunnustele 2012. aastal (ANOVA). Tabelis on näidatud vabadusastmete arv (df), F statistiku väärtused ja nende statistiline olulisus (*P*). Paksu kirjaga on tähistatud statistiliselt olulised mõjud (*P* < 0,05).

	Biomass			Liigirikkus			Ühtlus			Diversiteet		
	F	Df	<i>P</i>	F	Df	<i>P</i>	F	Df	<i>P</i>	F	Df	<i>P</i>
Ster	0,08	1	0,7717	0,06	1	0,8102	0,69	1	0,4075	0,15	1	0,6981
C	0,01	1	0,9816	0,85	1	0,3574	0,03	1	0,8676	0,09	1	0,7708
Muld	0,64	1	0,4252	0,34	1	0,5615	1,27	1	0,2609	0,01	1	0,9792
Ster*C	0,36	1	0,5482	0,68	1	0,4121	0,01	1	0,9287	0,01	1	0,9072
Ster*Muld	2,62	1	0,1079	5,42	1	0,0214	0,16	1	0,6894	0,08	1	0,7794
C*Muld	1,89	1	0,1710	1,35	1	0,2464	0,16	1	0,6925	0,09	1	0,7657
Ster*C*Muld	0,16	1	0,6897	0,06	1	0,8102	0,07	1	0,7907	0,01	1	0,9144
Jääk		280			280			280			280	

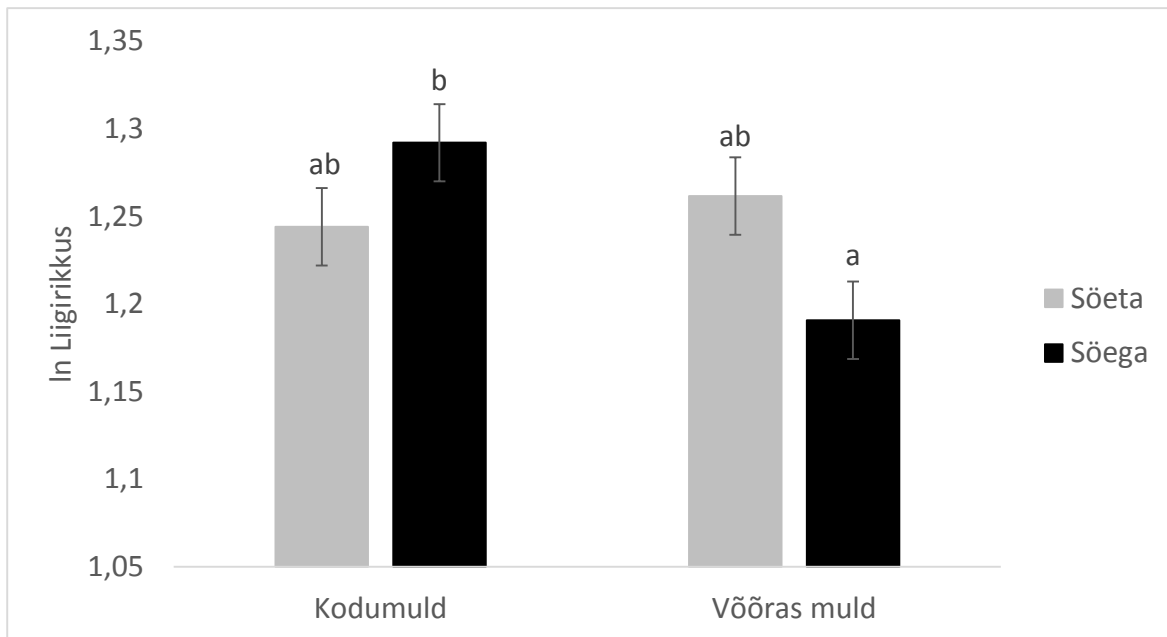
Tabel 5. Mulla steriliseerimise (Ster), söetamise (C) ja päritolu (Muld) töötluste mõju segakooslusi iseloomustavatele tunnustele 2013. aastal (ANOVA). Tabelis on näidatud vabadusastmete arv (df), F statistiku väärtused ja nende statistiline olulisus (*P*). Paksu kirjaga on tähistatud statistiliselt olulised mõjud (*P* < 0,05).

	Biomass			Liigirikkus			Ühtlus			Diversiteet		
	F	Df	<i>P</i>	F	Df	<i>P</i>	F	Df	<i>P</i>	F	Df	<i>P</i>
Ster	0,12	1	0,7326	7,33	1	0,0076	7,87	1	0,0057	17,97	1	<0,0001
C	0,05	1	0,8315	0,31	1	0,5757	0,11	1	0,7392	0,48	1	0,4887
Muld	0,26	1	0,6087	3,49	1	0,0639	0,24	1	0,6237	0,26	1	0,6109
Ster*C	0,01	1	0,9607	0,01	1	0,9433	1,29	1	0,2571	1,12	1	0,2756
Ster*Muld	0,31	1	0,5805	0,16	1	0,6902	3,65	1	0,0582	5,13	1	0,0250
C*Muld	7,03	1	0,0090	7,32	1	0,0077	0,01	1	0,9525	0,24	1	0,6222
Ster*C*Muld	0,22	1	0,6420	0,01	1	0,9123	0,64	1	0,4269	0,13	1	0,7141
Jääk		280			280			280			280	

a)



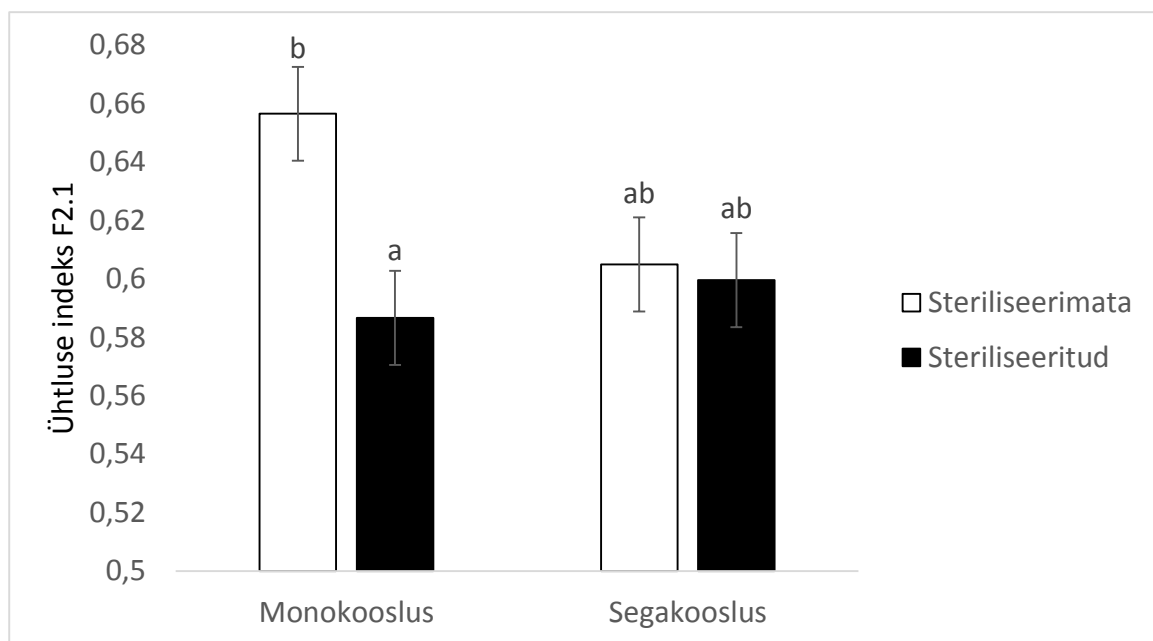
b)



Joonis 3. Mulla steriliseerimise ja päritolu töötluste koosmõju (a) esimesel vegetatsiooniperioodi (2012. aastal) ning söetamise ja mulla päritolu töötluste koosmõju (b) teisel vegetatsiooniperioodil (2013. aastal) segakoosluse naturaallõgaritmitud liigirikkusele. Näidatud on keskmine \pm standardviga. Erineva tähega märgitud keskmised tulpade kohal erinevad teineteisest oluliselt ($P < 0,05$; Tukey test).

Ühtluse indeksit mõjutas oluliselt esimesel vegetatsiooniperioodil (2012. aastal) mulla steriliseerimise töötlus peamõjuna. Steriliseeritud mulla lisamine vähendas ühtluse indeksit 0,04 võrra. Lisaks osutus oluliseks koosluse tüübi ja mulla steriliseerimise töötluste koosmõju ühtluse indeksile (Tabel 2; Joonis 4). Mulla steriliseerimine monokoosluses vähendas ühtluse indeksit ehk biomassi ühtlast jaotumist liikide vahel. Segakoosluses steriliseerimise töötlus ühtluse indeksit oluliselt ei mõjutanud. Teisel vegetatsiooniperioodil (2013. aastal) omasid ühtlusele olulist mõju koosluse tüübi ja mulla steriliseerimise töötlused. Monokoosluses oli ühtluse indeks 0,04 võrra suurem kui segakoosluses. Mulla steriliseerimine vähendas ühtluse indeksi väärtust 0,05 võrra (Tabel 3).

Segakoosluses kasvanud taimede analüüsides ei omanud mulla päritolu olulist mõju ühtluse indeksile ei 2012. ega 2013. aastal (Tabel 4; Tabel 5).



Joonis 4. Koosluse tüübi ja mulla steriliseerimise töötluste koosmõju koosluse ühtluse indeksile esimesel vegetatsiooniperioodil (2012. aastal). Näidatud on keskmine \pm standardviga. Erineva tähega märgitud keskmised tulpade kohal erinevad teineteisest oluliselt ($P < 0,05$; Tukey test).

Esimesel vegetatsiooniperioodil (2012. aastal) omas diversiteedi indeksile olulist peamõju mulla steriliseerimise töötlus. Steriliseeritud mulla lisamisel vähenes ühtluse indeks 13% võrra (Tabel 2). Teisel vegetatsiooniperioodil (2013. aastal) osutusid oluliseks

nii mulla steriliseerimise kui ka söetamise peamõjud. Steriliseeritud mulla lisamine vähendas diversiteedi indeksit 19% võrra. Söe lisamine vähendas diversiteedi indeksit aga 4,7% võrra (Tabel 3).

Segakoosluses kasvanud taimede analüüsides ei omanud 2012. aastal üksi töötlus diversiteedi indeksile olulist mõju (Tabel 4). 2013. aastal osutus oluliseks mulla steriliseerimise ja päritolu töötluste koosmõju, kus nii kodumullas kui võõras mullas vähendas steriliseeritud mulla lisamine diversiteedi indeksit (Tabel 5).

3.2. Töötluste mõju maa-alustele tunnustele

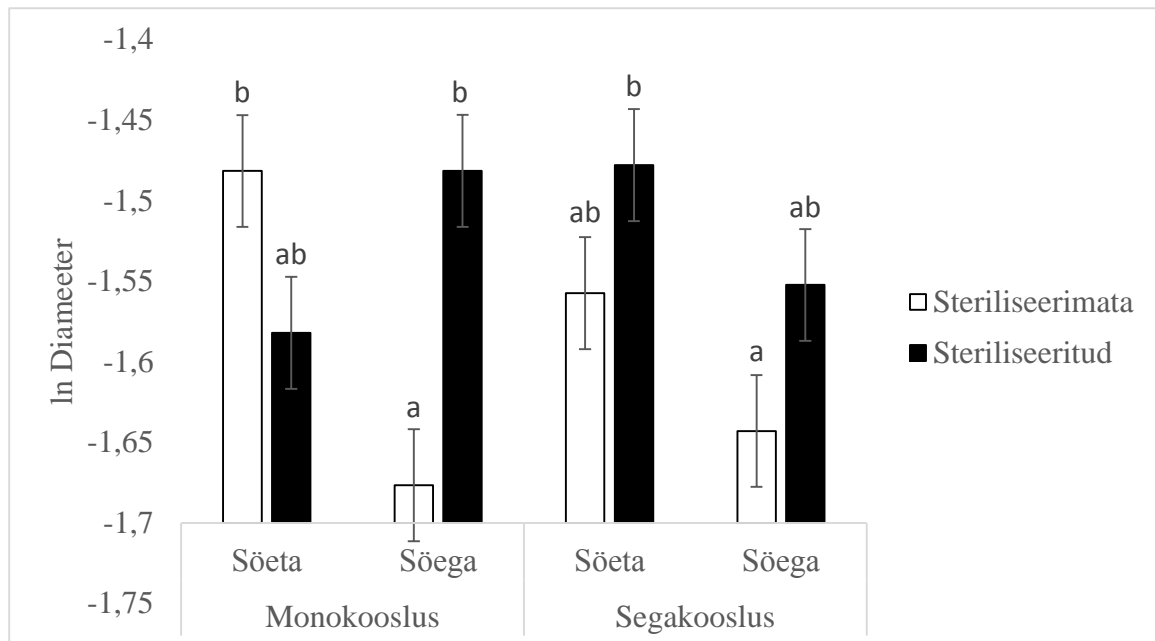
Juurte diameetri analüüsil osutus oluliseks kõigi kolme töötluse (koosluse tüübi, söetamise ja mulla steriliseerimise) koosmõju (Tabel 6; Joonis 5a). Steriliseeritud mulla lisamine omas juure diameetrile positiivset mõju v.a söeta monokoosluses. Söeta monokoosluse korral vähendas steriliseeritud mulla lisamine juurte diameetrit ning steriliseerimata mulla lisamine suurendas juurte diameetrit.

Juurkoe tihedusele osutus samuti oluliseks kolme töötluse koosmõju (Tabel 6; Joonis 5b). Vastupidiselt juure diameetrile kasvas juurte tihedus steriliseerimata töötluste korral, erandiks oli taaskord söeta monokoosluse töötlus. Söeta monokoosluses oli juurte tihedus suurem steriliseeritud mulla lisamisel. Steriliseerimata mulla lisamisel oli juurte tihedus oluliselt väiksem.

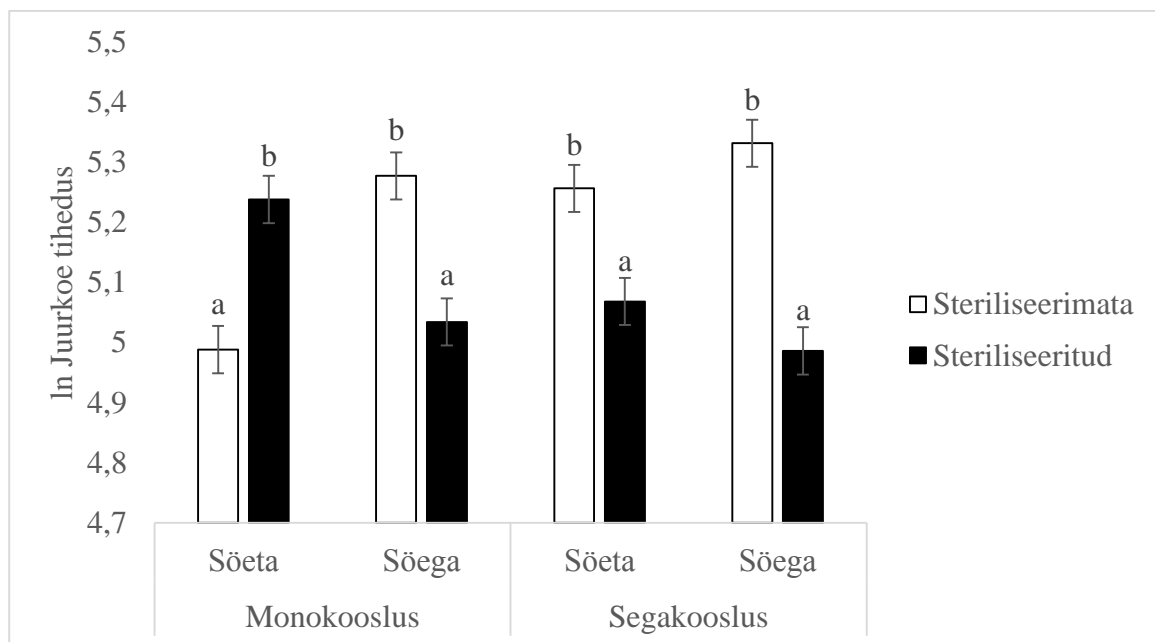
Tabel 6. Koosluse tüübi, söetamise (C) ja mulla steriliseerimise (Ster) töötluste mõju juuri iseloomustavatele tunnustele - kogu biomass, eripikkus, diameeter, kogu pikkus, juurkoe tihedus, juur:võsu suhe 2012. aastal (ANOVA). Tabelis on näidatud vabadusastmete arv (df), F statistikud ja nende statistiline olulisus (*P*). Paksu kirjaga on tähistatud statistiliselt olulised mõjud (*P* < 0,05).

	Biomass (g)			Juure eripikkus (cm/mg)			Diameeter (mm)			Kogu pikkus (cm)			Juurkoe tihedus (mg/cm ³)			Juur:võsu suhe		
	F	Df	<i>P</i>	F	Df	<i>P</i>	F	Df	<i>P</i>	F	Df	<i>P</i>	F	Df	<i>P</i>	F	Df	<i>P</i>
Kooslus	2,69	1	0,1023	0,13	1	0,7193	0,7193	1	0,9284	3,59	1	0,0593	0,89	1	0,3462	1,08	1	0,3002
C	0,26	1	0,6075	3,23	1	0,0732	0,0732	1	0,0101	0,61	1	0,4352	0,5	1	0,4814	0,09	1	0,7803
Ster	0,12	1	0,7263	0,01	1	0,9941	0,9941	1	0,0075	0,22	1	0,6362	22,5	1	<0,0001	0,37	1	0,5409
Kooslus*C	0,83	1	0,3629	0,84	1	0,3604	0,3604	1	0,5065	3,86	1	0,0506	0,69	1	0,4073	0,6	1	0,4384
Kooslus*Ster	0,21	1	0,646	2,65	1	0,1046	0,1046	1	0,443	3,77	1	0,0531	23,69	1	<0,0001	1,07	1	0,302
C*Ster	0,01	1	0,9804	0,02	1	0,8786	0,8786	1	0,002	0,01	1	0,9268	34,29	1	<0,0001	0,27	1	0,6009
Kooslus*C*Ster	1,45	1	0,2291	0,92	1	0,3389	0,3389	1	0,0041	0,68	1	0,4092	9,13	1	0,0027	2,01	1	0,1571
Jääk	280			280			280			280			280			280		

a)



b)



Joonis 5. Koosluse tüübi, sõetamise (C) ja mulla steriliseerimise (Ster) töötluste koosmõju (a) naturaallogaritmide juure diameetritele ja (b) naturaallogaritmide juurte tihedusele. Näidatud keskmine \pm standardviga. Erineva tähga märgitud keskmised tulpade kohal erinevad teineteisest oluliselt ($P < 0,05$; Tukey test).

Ükski töötlus ei omanud mõju juurte biomassile, eripikkusele, kogu pikkusele ja juur:võsu suhtele (tabel 6).

4. Arutelu

Katse eesmärgiks oli uurida taimedevahelisi interaktsioone looniidu kooslustes. Taimede omavahelised ning taimede ja mullaorganismide vahelised interaktsioonid varieeruvad tugevast konkurentsist soodustussuheteni (Bever 1994; Callaway *et al.* 2003; Kulmatiski *et al.* 2008; van der Putten *et al.* 2013). Selleks, et teha õigeid otsuseid mingis kasvukeskkonnas, on taime jaoks olulised abiootiliste ja biotiliste stressifaktorite kohta saadavad signaalid, saadud signaalide usaldusväärsus ning signaalide vahendajate olemasolu (Pierik *et al.* 2013).

Erinevat päritolu seemnetest külvatud kunstlike koosluste liigirikkust mõjutasid mõlemal vegetatsiooniperioodil erinevad töötlused nii peamõjuna kui ka koosmõjuna. Esimese vegetatsiooniperioodi (2012. aasta) segakoosluste analüüsis, kus taimed olid jaotatud kodumullas või võõras mullas kasvanud kooslusteks, osutus liigirikkusele oluliseks steriliseerimise ja mulla päritolu koosmõju (Tabel 4; Joonis 3a). Steriliseerimata kodumullas oli liigirikkus madalam kui steriliseeritud kodumullas. Steriliseerimata mulla negatiivne mõju liigirikkusele viitab negatiivse taim-muld tagasiside olemasolule mullas. Negatiivne tagasiside hõlmab endas liigispetsiifiliste parasiitide, patogeenide ja juureherbivooride akumulereumist, mis vähendab taimede kohasust (Bever 1994; Klironomos 2002; Kulmatiski *et al.* 2008; Harris & Bardgett 2010). Moora *et al.* (2004) näitasid, et kahe *Pulsatilla* liigi kasv sõltus looduslikust arbuskulaarse mükoriisa seente kooslusest ehk samasse taksonoomilisse perre kuuluvate taimeliikide kasv erines tingituna spetsiifilisest AM-i kooslusest. Schnitzer *et al.* (2011) katse tulemused näitasid, et juurehaiguste hulk oli looniidu taimede puhul suurem kodumullas ja väiksem võõras mullas kasvades. Sellest saab järeldada, et osa mullas levivatest patogeenidest on liigispetsiifilised. Patogeenide arvukus suureneb liigirikkuse vähenedes. Taimed, mis akumulereivad oma risosfääri patogeene aeglasemalt, on koosluses arvukamad ning võivad hakata domineerima. Aeglasem patogeenide akumulereumise kiirus võib tuleneda taimede liigispetsiifilistest omadustest või faktist, et uues kasvukeskkonnas puuduvad kasvu negatiivselt mõjutavad patogeenid (Klironomos *et al.* 1993). Viimast strateegiat peetakse invasiivsete taimede kasvu edu valemiks uues kasvukeskkonnas (Klironomos *et al.* 1993; Klironomos 2002; Kulmatiski *et al.* 2008; Harris & Bardgett 2010). Samas, liigispetsiifiliste mikroorganismide poolt tekitatud haigused viivad negatiivse taim-muld tagasisideni, mille kaudu säilitatakse liigirikkust ja mis

mõjutab ka taimede produktiivsust (Bever 1994; Klironomos 2002; Schnitzer *et al.* 2011). Liigispetsiifilised vaenlased nagu mullapatogeenid ja parasiidid võivad seletada paljude ökosüsteemide liigirikkuse stabiilsust (Klironomos 2002). Steriliseeritud kodumulla töötamise korral oli eemaldatud eelmainitud kasvu pärssivad faktorid ning liigirikkus oli suurem. Võõras mullas oli steriliseerimise töötamise tulemuste suund vastupidine kodumulla tulemustele – liigirikkus oli suurem steriliseerimata mulla lisamisel. Seega oli taimedel võimalus kasutada mikroorganisme signaalide vahendamisel, toitainete omastamisel ja konkurentide mõjutamisel (Klironomos 2002; Bonanomi *et al.* 2005). Antud tulemus viitab ka asjaolule, et liigirikkus taimede noorjärgus sõltub paljuski interaktsioonide loomisest mikroorganismidega, mis annavad taimetele teatud eelised. On leitud, et AM-i positiivne mõju on suurem just idanditele. Taime vananedes positiivne mõju biomassile väheneb (Moora & Zobel 1998). AM-i positiivne mõju idanditele ei ole mitte tänu suurenenud kasvule ja konkurentsivõimele, vaid AM-iga seoses olevad idandid taluvad looniitide karme keskkonnatingimusi paremini (Ryser 1993).

Segakoosluse analüüsis mõjutas liigirikkust teisel vegetatsiooniperioodil (2013. aastal) söetamise ja mulla päritolu töötamise koosmõju (Tabel 5; Joonis 3b). Söeta kodumullas oli liigirikkus väiksem kui söega kodumullas. Taimed kasutavad allelopaatilisi ühendeid teisest liigist taimede kasvu negatiivseks mõjutamiseks (Whittaker & Feeney 1971). Allelokemikaali mõju sõltub kemikaali ajalisest püsivusest, kontsentratsioonist ning on suurel määral kontrollitud edaafiliste faktorite poolt. Olulist rolli mängib ka märklauaks võetud taimeliigi tundlikkus eritatud kemikaalide suhtes (Inderjit & Duke 2003). Aktiivsüsi on ökoloogilistes uurimustes laialdaselt kasutatav juureeksudaatide adsorbeerija, mille abil uuritakse juureeritiste olemasolu ja nende rolli kooslustes (Lau *et al.* 2008; Weißhuhn & Prati 2009; Wurst *et al.* 2010). Kodumullas juureeksudaatide eemaldamine suurendas liigirikkust. Allelokemikaalide eemaldamisega vähendati taimedevahelist konkurentsi ja liigirikkus oli suurem. Võõras mullas mõjutas söe lisamine liigirikkust negatiivselt. Kõik juureeritised ei ole allelokemikaalid (Inderjit & Duke 2003; Badri & Vivanco 2009). Võõras mullas kasvades saavad taimed juureeritisi kasutada signaalide vahendamiseks, et keskkonnast konkurentide kohta informatsiooni saada, ning mikroorganismide tegevuse mõjutamiseks. Taimed, mis on sümbioosis arbuskulaarsemükoriisa või mügarbakteritega, eritavad mulda orgaanilisi ühendeid, mis meelitavad ligi sümbioosipartnereid (Badri & Vivanco 2009; Wurst *et al.* 2010). Söe lisamisel adsorbeeriti juureeritised ning sellega

kaotas taim ühe signaliseerimise raja ning interaktsioonide loomise võimaluse (Inderjit & Callaway 2003; Bais *et al.* 2006; Badri & Vivanco 2009).

Steriliseerimise ja koosluse töötluste koosmõju osutus liigirikkuse jaoks oluliseks teisel vegetatsiooniperioodil (2013. aastal), mil segakoosluses suurendas steriliseerimata mulla lisamine, s.t mikroobidega inokuleerimine, oluliselt koosluse liigirikkust võrreldes steriliseeritud mullas kasvanuga (Tabel 3; Joonis 2). Sellest tulemusest võib taaskord järeldada, et mikroorganismid aitavad kaasa konkurentsi hajutamisele taimede vahel. Samuti vahendavad nad informatsiooni taimede vahel, vastavalt millele saab taim oma kasvustrateegiat muuta (Klironomos 2002). Mikroobide eemaldamise korral puudus taimedel võimalus saada kasu viimaste poolt pakutavatest taimekasvu soodustavatest teenustest. Steriliseeritud mullas kasvanud kooslustes puudusid ka taimekasvu pärssivad patogeensed mikroobid, mis võis omakorda suurendada juurkonkurentsi intensiivsust ja viia liikide konkurentsele väljatõrjumisele ning seeläbi liigirikkuse vähenemisele. Monokoosluse puhul ei olnud steriliseerimise töötlusel olulist mõju liigirikkusele. Võib arvata, et koevoluteerunud liikidel on omavaheline signaliseerimine erinev võrreldes eraldi evolutsioneerunud taimede signaalide vahetamisega. Samuti võib olla, et koevoluteerunud taimedel on jõudnud välja kujuneda omad mikronišid ning konkurentsi pigem hoidutakse. See põhjendaks olukorda, kus monokoosluses steriliseerimise töötlus liigirikkusele mõju ei avaldanud.

Koosluse ühtlusele osutas olulist mõju vaid esimese vegetatsiooniperioodi (2012. aasta) steriliseerimise ja koosluse koosmõju (Tabel 2; Joonis 4). Steriliseerimata monokoosluses oli ühtluse indeks kõrgem ehk siis biomass oli taimeliikide vahel ühtlasemalt jaotunud. Selline tulemus tõenäoliselt viitab tõsiasjale, et mikroorganismid aitavad monokooslustes kaasa liikide kooseksisteerimisele ja hajutavad konkurentsi. Wagg *et al.* (2011) näitasid, et mitmekesine arbuskulaarse mükoriisa kooslus leevendab taimedevahelist konkurentsi enam kui madala mitmekesisusega kooslus. Sealjuures mängis olulist rolli ka mulla viljakus. Moora & Zobel (1996) poolt läbiviidud katse tulemused näitasid, et liigikaaslaste vaheline konkurents AM-i juuresolekul suurenes, geneetiliselt kaugete taimede puhul aga AM vähendas konkurentsi tugevust. Nendest põhjustest tingituna võis ka meie eksperimendis olla ühtlus steriliseerimata töötlustes kõrgem kui steriliseeritud töötlustes. Steriliseerimata töötluse korral võis esineda ka negatiivne taim-muld tagasiside, millest tingituna võis dominantliike mõjutada patogeenide

akumuleerumine, mis suurendas biomassi ühtlast jaotust taimeliikide vahel. Negatiivne taim-muld tagasiside hoiab taimeliigi arvukuse madalal, positiivse tagasiside korral on ühe taimeliigi arvukus suurem (Bever 1994; Bever *et al.* 1997; Klironomos 2002, Kulmatiski *et al.* 2008; Kos *et al.* 2013). On leitud, et looniitudel on taim-muld tagasiside negatiivsem kui teistes uuritud kooslustes (Kulmatisi *et al.* 2008). Negatiivne taim-muld tagasiside võib viia aga koosluse ühtluse suurenemiseni. Sellest võib järeldada, et mikroorganismid kontrollivad taimede arvukust, samas edendades kooseksisteerimist (Bever 2003). Mikroorganismid võivad osutada ka olulisteks signaalide edastajateks. Näiteks võib sümbioos mükoriisaga aidata osadel taimeliikidel koosluses paremini ellu jääda ja seeläbi tõsta liigirikkust (Bever 1994; Bever *et al.* 1997; Klironomos 2002; Bever *et al.* 2010). See selgitaks monokoosluses (ühest kasvukohast pärit taimeliikidega) tuttavate mikroorganismidega kasvanud taimede ühtlast biomassi jaotumist. Segakoosluses ei omanud steriliseerimise töötlus ühtlusele olulist mõju. See võib olla tingitud asjaolust, et vaid pooled taimeliigid kasvasid segakoosluses kodumullas ning neil oli võimalus kokku puutuda oma loodusliku kasvukoha mikroorganismidega. Mullaorganismide tihedus ja kooslus muutuvad vastavalt mullas kasvavatele taimeliikidele ning need muutused omakorda mõjutavad taimekasvu (Bever 2010).

Omavahelise konkureerimise tulemusena allokeerivad taimed tihti ressursse eelistatult maa-alustesse organitesse, mis võib viia aga ühisomanditragöödia tekkimiseni (Hardin 1968; Schmitt & Wulff 1993; Gersani *et al.* 2001; Maina *et al.* 2002; Falik *et al.* 2003; Holzapfel & Alpert 2003; Gruntman & Novoplansky 2004). Enamasti investeerivad taimed konkurente tajudes oma juuresüsteemi laiendamisse, et ressursse mullast paremini omastada. Meie eksperimendis oli kõigi kolme töötluse koosmõju oluline juurte diameetrile ja juurkoe tihedusele (Tabel 6; Joonis 5). Juure eripikkus sealjuures oluliseks ei osutunud (Tabel 6). Jooniselt 5 võib näha, et muutused juurte diameetris ja tiheduses olid vastassuunalised, mis lubab arvata, et juurte suurem diameeter saavutati kudede suurema veesisalduse arvelt. Mulla steriliseerimine üldjuhul viis juure diameetri suurenemise ja vastavalt juurkoe tiheduse vähenemiseni. Erandiks oli siin söeta monokoolus, mida võib pidada ka kontrollkoosluseks („tuttavad” genotüübid, juureeksudaate eemaldatud pole) – siin kasvasid taimed steriliseeritud mullas väiksema diameetriga ja tihedama koega juuri. Suure diameetri ja väikese juurkoe tihedusega juurte tootmine näitab tavaliselt, et taim investeerib lühiealistesse veerikastesse juurtesse, mida enamasti kasvatatakse olukorras,

kus toimub intensiivne konkurents toitainete pärast (Ryser & Lambers 1995; Ryser 1996). Madala koetihedusega on taimel võimalik kiiremini ehitada laiahaardelist juuresüsteemi, mis annab eelise toitainete omastamisel (Ryser & Lambers 1995; Wahl & Ryser 2000). Monokoosluse söeta ja steriliseerimata töötlus kirjeldab olukorda, mis esineb vanades looduslikes lookooslustes – koevolutsioneerunud naabrite signaalid on hästi teada ja signalisatsioon toimub nii juureeksudaatide kui risosfääri ja mulla mikroobide vahendusel (Bais *et al.* 2006). Jooniselt 5 võib näha, et sellistes tingimustes on juurte diameeter ja juurkoe tihedus ligikaudu sama kui ülejäänud töötlusvariantides steriliseeritud mulla puhul – juured on ruumalaühiku kohta vähese kuivainesisaldusega ja suhteliselt suure diameetriga. Kõikides ülejäänud steriliseerimata muldades (söetatud ja/või võõrastest genotüüpidest kokku külvatud) on juurte tihedus oluliselt suurem ja diameeter mõnevõrra väiksem kui kontrollis. Kõik need kujutavad endast olukorda, kus tavapärane koevolutsiooni teel välja kujunenud signaalsüsteem on rivist välja löödud – kas aktiveeritud söe või siis võõraste genotüüpide sissetoomisega. Võib arvata, et sellisel juhul ei taju taimed konkurentsi ja investeerivad rohkem juurte vastupanuvõimesse patogeenidele ja loodavad juurte pindala suurendamisel sümbiontsetele seentele. Kontrollvariandis seevastu annab steriliseerimine samasuguse efekti – juured kasvavad kitsamad ja tihedamad. On leitud, et arbuskulaarne mükoriisa võib leevendada stressifaktorite mõju taimele. Arvatakse, et AM suurendab taime vastupanuvõimet patogeenide suhtes kompenseerides kaotatud juure biomassi (Linderman 1994). Seega mikroorganismide eemaldamine läbi mulla steriliseerimise võis tähendada, et taimed pidid suurendama kudede tihedust juurte paremaks kaitseks keskkonnasse leiduvate kahjulike mõjude eest. Lisaks sellel on siin arvatavasti tegemist ka signaalsüsteemi rivist välja löömisega, konkurentsipurvet ei tõlgendata adekvaatselt tänu koevolutsioneerunud mikroobikoosluse puudumisele.

Raske on seletada mulla steriliseerimise juure diameetrit suurendavat ja tihedust vähendavat efekti (kõik töötlusvariandid peale nn kontrolli) läbi intensiivistunud konkurentsivõitluse. Võib spekuloida, et siin saab oluliseks taim-muld tagasiside puudumine. Kuna steriliseeritud mullas puudusid patogeenid (vähemalt taimede idanemisperioodil), ei loonud taimed pikaealisi ja tihedaid suurema kaitsevõimega juuri. Suurt juurkoe tihedust on peetud stressitaluvate liikide tunnuseks (Craine *et al.* 2001). Ryser (1996) näitas, et madala juurkoe tihedusega taimed kasvasid alguses kiiremini kui

suurema juurkoe tihedusega taimed. Sellest hoolimata saavutasid pärast kaht vegetatsioonisperioodi tihedama juur- ja lehekoega taimed suurema biomassi. Seega võitsid pikemaajalises plaanis taimed, kellel on tihedam juurkude. Teisalt, mikroorganismide algse puudumise tõttu oli raskendatud ka sümbioosi loomine arbuskulaarse mükoriisaga toitainete parema kättesaadavuse tagamiseks. Seega võisid taimed kasvatada veerikkamaid juuri suurema imava pinna saavutamiseks.

Siinkohal on oluline märkida, et kuigi katse alguses olid pooled katsepotid täidetud steriilse mullaga, siis mulla inokuleerimine mükoriisaga võib toimuda täiesti tahtmatult ja üpris kiiresti. Inokuleerimine võib toimuda näiteks tuule või loomade abil (Koide & Dickie 2002). Samuti kasvasid potid avatud katseplatsil lähestikku, mis suurendas mikroorganismide levikut pottide vahel. Seetõttu ei saa meie katses potte käsitleda kui steriliseeritud ja steriliseerimata üksusi, kuid sellegipoolest on näha töötluse mõju tulemustele (Tabel 2; Tabel 3; Tabel 4; Tabel 5; Tabel 6), viidates tõsiasjale, et oluliseks võis osutuda mitte niivõrd mikroorganismide kohalolek/puudumine, vaid mikroobikoosluse koosseis – kas tegu oli „tuttavate” või „võõraste” genotüüpidega.

Tulemustest võib järeldada, et mikroorganismid mängivad olulist rolli taimedevahelistes interaktsioonides, edastades signaale, muutes mulla keemiat ja luues ise interaktsioone taimedega, nagu seda ennagi mitmel korral on näidatud (Bever 1994; Bever *et al.* 1997; Klironomos 2002; Kulmatiski *et al.* 2008; Bever *et al.* 2010; Harrison & Bardget 2010). Katse tulemustes osutus steriliseerimise töötluse koosmõju kooslusega oluliseks nii liigirikkuse kui ühtluse analüüsides. Saadud tulemused annavad kinnitust, et taimede ühine koevolutsioon mõjutab interaktsioone taimede vahel ning need erinevad interaktsioonidest võõraste taimede vahel. Erinevalt eelnevatest katsetest, mis keskendusid kahe taimeliigi vahelistele interaktsioonidele, näitab meie katse mikroorganismide ja juureeritiste rolli mitmeliigilise koosluse tasemel. Saadud tulemused näitavad mikroorganismide ja juureeritiste üldist mõju ning nende põhjal ei saa järeldada midagi kindlat. Kindlamate järelduste tegemiseks on kindlasti vajalikud täpsemad uuringud, kus taimi inokuleeritakse eraldi sümbiontide ja patogeenidega ning uuritakse juureeritiste mõju erinevatele liikidele.

Kokkuvõte

Töö eemärgiks oli uurida, a) kas vanade niidukoosluste taimepopulatsioonide koevolutsioon mängib rolli koosluse produktiivsuse ja struktuuri seisukohalt; b) milline on juureeritiste ja mikroorganismide roll taimedevaheliste interaktsioonide vahendajatena. Erinevalt eelnevatest katsetest, mis enamjaolt keskendusid kahe taimeliigi vahelistele interaktsioonidele, näitab meie katse mikroorganismide ja juureeritiste rolli mitmeliigilise koosluse tasemel.

Katses kasutatavad taimeliigid on pärit neljalt erinevalt looniidult – Lääne-Eestist, Gotlandilt (Rootsi), Ölandilt (Rootsi) ja Lõuna-Inglismaalt. Eelmainitud looniitude taimeliike kasutades loodi tehiskooslused, milles kasvasid koos liigid, mis olid eeldatavalt koevolutsioneerunud (samas koosluses kooseksisteerinud genotüübid, edaspidi „monokooslus“) või liigid, mis olid teineteisele võõrad (erinevatest kooslustest pärit genotüübid, edaspidi „segakooslus“). Mikroorganismide mõju uuriti taimedele tuttavate või võõraste mikroobide inokuleerimisega ja mulla steriliseerimisega (edaspidi vastavalt „steriliseerimata“ ja „steriliseeritud“) ning juureeritiste rolli uurimiseks kasutati aktiveeritud söe lisamist. Töötluste mõju jälgiti kahe vegetatsiooniperioodi vältel, mõõtes koosluste maapealset biomassi, liigirikkust ning ühtluse ja diversiteedi indekseid. Samuti mõõdeti juurte biomassi ja morfoloogiat esimese vegetatsiooniperioodi lõpus võetud juureproovide põhjal.

Olulisimaks tulemuseks maapealsete tunnuste analüüsis osutus koosluse tüübi ja mulla steriliseerimise vaheline koosmõju, mis osutus oluliseks nii liigirikkuse kui ühtluse tulemustes. Mulla inokuleerimine mikroorganismidega suurendas esimesel vegetatsiooniperioodil monokoosluste ühtlust ehk biomassi ühtlast jaotumist taimeliikide vahel monokooslustes. Selline tulemus viitab võimalusele, et mikroorganismid aitavad monokooslustes kaasa liikide kooseksisteerimisele ja hajutavad konkurentsi. Konkurentsi hajutamisele võib kaasa aidata negatiivne taim-muld tagasiside, kus liigispetsiifiliste patogeenide akumulatsioon hoiab dominantide kasvu kontrolli all. Samuti võivad koosluse ühtlust parandada mutualistlikud mikroorganismid. Teisel vegetatsiooniperioodil suurendas mikroorganismide lisamine segakoosluses liigirikkust. Liigirikkuse suurenemise põhjuseks võis olla jällegi mikroorganismide võime mõjutada taimedevahelist konkurentsi.

Maa-alustele tunnustele osutus analüüsis oluliseks kõigi kolme töötluse koosmõju, kus steriliseeritud mulla lisamine viis üldjuhul juure diameetri suurenemise ja juurkoe tiheduse vähenemiseni. Suure diameetri ja väikese juurkoe tihedusega juurte tootmine võib näidata, et taim investeerib lühiealistesse veerikastesse juurtesse parandamaks konkurentsivõimet toitainete pärast. Steriliseeritud mullas puudusid patogeenid, mistõttu taimed võisid vähendada investeeringuid juurte vastupidavusse, mis nõuaks suurt juurkoe tihedust. Erandiks oli söeta monokoolus, kus mulla steriliseerimine põhjustas hoopis juurte diameetri vähenemist ja kudede tiheduse suurenemist. Koevoluteerunud taimede koosluses võis mängida olulist rolli sümbioos mükoriisaseentega, mis teadaolevalt pakub juurtele kaitset stressifaktorite eest. Nende eemaldamine läbi mulla steriliseerimise võis tähendada, et taimed pidid suurendama kudede tihedust juurte paremaks kaitseks keskkonna eest. Aktiveeritud söe lisamine samuti mõjutas juurte morfoloogiat monokooslustes ja selle mõju sõltus mikroorganismide olemasolust mullas.

Tulemustest võib järeldada, et mikroorganismid mängivad olulist rolli taimedevaheliste interaktsioonide vahendajatena. Samuti leidis kinnitust hüpotees, et interaktsioonide iseloom ja mikroorganismide ning juureeritiste roll interaktsioonide vahendajana erineb sõltuvalt sellest kas koos kasvavad pika kooseksisteerimise ajalooga või teineteisele tundmatud genotüübid. Saadud tulemused näitavad mikroorganismide ja juureeritiste üldist mõju kooslustele, kuid ei selgita täpsemaid interaktsioonide mehhanisme. Edasised uuringud peaksid hõlmama mulla inokuleerimist sümbiontide ja patogeenidega ning juureeritiste keemilist analüüsi.

Summary

The importance of plant-plant interactions in the formation of the structure of calcareous grassland community

The aims of this study were to investigate a) whether coevolution plays a role in community productivity and structure in population of old calcareous grasslands; b) what is the role of microorganisms and root exudates in mediating interactions between plants. Unlike previous studies that focused mainly on interaction between two plant species, our experiment shows the role of microorganisms and root exudates in communities consisting of several plant species.

Plant species used in the experiment originated from four different calcareous grasslands – from Western Estonia, Gotland (Sweden), Öland (Sweden) and Southern England. Species used from the grasslands mentioned before were used to create artificial communities, where species were grown together with plants that have supposedly coevolved together (genotypes originating from the same community, „same community“) and plants that were unfamiliar to each other (genotypes originating from different communities, „mixed communities“). The role of microorganisms was studied by inoculating plants with microorganisms that were either familiar or unfamiliar to them and by sterilizing the soil (either „sterilized“ or „non-sterilized“). To study the role of root exudates activated carbon was used. The effect of the treatments were monitored during two vegetation periods by measuring the above-ground biomass, species richness, evenness and diversity indices of the communities. We also measured root biomass and morphology based on the root samples taken from the pots at the end of the first vegetation period.

The most important result of the analysis on above-ground characteristics was the combined interaction of community type and sterilization, which was statistically significant for both species richness than evenness results. Inoculation with soil microorganisms increased evenness in the same community treatment during the first vegetation period meaning the distribution of biomass between plant species was more even. This result suggests the possibility of microorganisms contributing to species coexistence and in dissipating competition. Also negative plant-soil feedback may contribute to the dissipation of competition by accumulation of species-specific pathogens

that hold back the growth of dominant species. In addition, mutualistic microorganisms may contribute to the increase of evenness. During the second vegetation period, inoculation with microorganisms increased species richness in mixed communities. Once again, the increase could be due to the ability of microorganisms to affect competition between plants.

In the analysis of below-ground characteristics the most important result would be the combined effect of all three treatments, where adding sterilized soil generally increased root diameter and decreased root tissue density. Producing roots with large root diameter and low root density may show that plants invest in short lived water-rich roots to improve its competitiveness for nutrient. In sterilized soil there were no pathogens, therefore plants could decrease their investments in resilient roots, which would require big root density. The exception to this result was non-carbon same community treatment, where soil sterilization resulted in a decrease in root diameter and increase in root tissue density. In communities with coevolved plants, mycorrhizal symbiosis with mycorrhizal fungi could have played an important role by providing protection against stress factors for the roots. The removal of mycorrhizal fungi by soil sterilization could mean that plants had to invest in denser root tissue in order to protect themselves in the environment. The addition of activate carbon also affected the morphology of the roots in same community treatments but its effect depended on the presence of microorganisms.

Based on these results we can conclude that microorganisms play an important role as mediators of interactions between plants. In addition, we were able to confirm our hypothesis that the nature of interactions and role of microorganisms and root exudates differ depending on whether together are growing plants with a long history of coexistence or plants of unfamiliar genotypes. The results of the experiment show the effect of microorganisms and root exudates on communities in general but do not explain the precise mechanisms of interactions. Future studies should include soil inoculation with symbionts, pathogens and chemical analysis of root exudates should be performed.

Tänuõnad

Täna väga oma juhendajaid Kristjan Zobelit ja Marina Semtšenkot nende abi, pühendumuse ja nõuannete eest. Täna ka oma praeguseid ja endisi töörühma liikmeid – Maria Abakumovat, Rein Kalameest, Anu Lepikut, Siim Nettanit, Kersti Püssat, Merilin Saarmat, Sirgi Saart, Marge Thetloffit ja Qiaoying Zhangit. Veel täna oma perekonda toetuse ja mõistva suhtumise eest.

Uurimisprojekti finantseeris Tartu Ülikool (0119) ja Eesti Teadusfond (9332).

Kasutatud kirjandus

Alatalo, R. V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos* 37: 199-204.

Aulakh, M. S., Wassmann, R., Bueno, C., Kreuzwieser, J. and Rennenberg H. 2001. Characterization of root exudates at different growth stages of ten rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *Plant Biology* 3: 139–148.

Badri, D. V. and Vivanco, J. M. 2009. Regulation and function of root exudates. *Plant, Cell and Environment* 32: 666-681.

Bais, H. P., Vepachedu, R., Gilroy, S., Callaway, R. M. and Vivanco, J. M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science* 301: 1377-1380.

Bais, H. P., Weir, T. L., Perry, L. G. Gilroy, S. and Vivanco, J. M. 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *The Annual Review of Plant Biology* 57: 233–266.

Ballaré, C. L. 2009. Illuminated behaviour: phytochrome as a key regulator of light foraging and plant anti- herbivore defence. *Plant, Cell and Environment* 32: 713–725.

Barea, J. M., Azcón, R. and Azcón-Aguilar, C. 2002. Mycorrhizosphere interactions to improve plant fitness and soil quality. *Antonie Van Leeuwenhoek* 81: 343–351.

Bertin, C., Yang, X. and Weston, L. A. 2003. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and soil* 256: 67–83.

Bever, J. D. 1994. Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology* 75: 1965-1977.

Bever, J. D., Westover, K. M. and Antonovics, J. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85: 561-573.

Bever, J. D. 2003. Soil community feedbacks and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist* 157: 465–473.

Bever, J. D., Dickie, I. A., Facelli, E., Facelli, J. M., Klironomos, J., Moora, M., Rillig, M. C., Stock, W. D., Tibbett, M. and Zobel, M. 2010. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 468–478.

Bonanomi, G., Giannino, F. and Mazzoleni, S. 2005. Negative plant-soil feedback and species coexistence. *Oikos* 111: 311-321.

Broz, A. K., Broeckling, C. D., De-la-Peña, C., Lewis, M. R., Greene, E., Callaway, R. M., Sumner, L. W. and Vivanco, J. M. 2010. Plant neighbor identity influences plant biochemistry and physiology related to defense. *BMC Plant Biology* 10: 1-14.

Brundrett, M. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: Understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil* 320: 37-77.

Cahill, F. J., McNickle, G. G., Haag, J. J., Lamb, G. E., Nyanumba, M. S. and St. Clair, C. C. 2010. Plants integrate information about nutrients and neighbors. *Science* 328: 1657.

Cahill, J. F. Jr. and McNickle, G. G. 2011. The behavioral ecology of nutrient foraging by plants. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42:289–311.

Callaway, R. M., Pennings, S. C. and Richards, C. L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84: 1115-1128.

Callaway, R. M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

Callaway, R. M. and Mahall, B. E. 2007. Family roots. *Nature* 448: 145-147.

Craine, J. M., Froehle, J., Tilman, D. G., Wedin, D. A. and Chapin III, F. S. 2001. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos* 93: 274–285.

Croft, S. A., Hodge, A. and Pitchford, J. W. 2012. Optimal root proliferation strategies: the roles of nutrient heterogeneity, competition and mycorrhizal networks. *Plant Soil* 351: 191–206.

Ewers, B. E., Oren, R. and Sperry, J. S. 2000. Root hydraulic conductance: a reflection of water balance and a constraint on canopy stomatal conductance. *Plant, Cell and Environment* 23: 1055–1066.

Falik, O., Reides, P., Gershani, M. and Novoplansky, A. 2003. Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology* 91: 525–531.

Falik, O., Reides, P., Gershani, M. and Novoplansky, A. 2005. Root navigation by self inhibition. *Plant, Cell and Environment* 28: 562–569.

Finlay, R. D. 2008. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of Experimental Botany* 59: 1115–1126.

Fox, J. and S. Weisberg. 2011. An {R} Companion to applied regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>

Franklin, K. A. 2008. Shade avoidance. *New Phytologist* 179: 930-944.

Gange, A. C. and Ayres, R. L. 1999. On the relation between arbuscular mycorrhizal colonization and plant 'benefit'. *Oikos* 87: 615–621.

Garcia, J. A. L., Barbas, C., Probanza, A., Barrientos, M. L. and Manero, F. J. G. 2001. Low molecular weight organic acids and fatty acids in root exudates of two *Lupinus* cultivars at flowering and fruiting stages. *Phytochemical Analysis* 12: 305–311.

Gerhardt, K. E., Lampi, M. A. and Greenberg, B. M. 2008. The effects of far-red light on plant growth and flavonoid accumulation in *Brassica napus* in the presence of ultraviolet B radiation. *Photochemistry and Photobiology* 84: 1445-1454.

Gersani, M., Abramsky, Z. and Falik, O. 1998. Density-dependent habitat selection in plants. *Evolutionary Ecology* 12: 223-234.

Gersani, M., Brown, J. S., O'Brien, E. E., Maina, G. M. and Abramsky, Z. 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology* 89: 660–669.

Goverde, M., van der Heijden, M. G. A., Wiemken, A., Sanders, I. R. and Erhardt, A. 2000. Arbuscular mycorrhizal fungi influence life history traits of a lepidopteran butterfly. *Oecologia* 125: 362–369.

Graham, J. H. and Eissenstat, D. M. 1998. Field evidence for the carbon cost of citrus mycorrhizas. *New Phytology* 140: 103-110.

Gruntman, M. and Novoplansky, A. 2004. Physiologically mediated self/non-self discrimination in roots. *Pnas* 11, 3863-3867.

Hardin, G. 1968. The Tragedy of the Commons. *Science* 32: 1243-1248.

Harrison, K. A. and Bardgett, R. D. 2010. Influence of plant species and soil conditions on plant–soil feedback in mixed grassland communities. *Journal of Ecology* 98: 384–395.

Hart, M. M., Reader, R. J. and Klironomos, J. N. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 418-423.

Hodge, A. 2010. Roots: the acquisition of water and nutrients from the heterogeneous soil environment. *Progress in botany* 71: 307–337.

Holzappel, C. and Alpert, P. 2003. Root cooperation in a clonal plant: connected strawberries segregate roots. *Oecologia* 134: 72–77.

Hothorn, T., Bretz F and Westfall P. 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50: 346-363.

Inderjit, D. A. W. and Callaway, R. M. 2003. Experimental designs for the study of allelopathy. *Plant and Soil* 256: 1–11.

Inderjit, D. A. W. and Duke, S. O. 2003. Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta* 217: 529–539.

Inderjit, D. A. W. 2005. Soil microorganisms: an important determinant of allelopathic activity. *Plant and Soil* 274: 227–236.

Inderjit, D. A. W., Karban, R. and Callaway, R. M. 2011. The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 655-662.

Jilani, G., Mahmood, S., Chaudhry, A. N., Hassan, I. and Akram, M. 2008. Allelochemicals: sources, toxicity and microbial transformation in soil - a review. *Annals of Microbiology* 58: 351-357.

Kabouw, P., Nab. M and van Dam N. M. 2010. Activated carbon addition affects substrate pH and germination of six plant species. *Soil Biology & Biochemistry* 42: 1165-1167.

Karban, R. and Shiojiri, K. 2009. Self-recognition affects plant communication and defense. *Ecology Letters* 12: 502–506.

Klironomos, J. N., Moutoglis, P., Kendrick, B. and Widden, P. 1993. A comparison of spatial heterogeneity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in two maple-forest soils. *Canadian Journal of Botany* 71: 1472-1480.

Klironomos, J. N. 2000. Host-specificity and functional diversity among arbuscular mycorrhizal fungi. *Microbial Biosystems: New Frontiers In Proceedings of the 8th International Symposium on Microbial Ecology*: 845–851.

Klironomos, J. N. 2002. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 417: 67-70.

Koide, R. T. and Dickie, I. A. 2002. Effects of mycorrhizal fungi on plant populations. *Plant and Soil* 244: 307–317.

Kos, M., Veendrick, J. and Bezemer, T. M. 2013. Local variation in conspecific plant density influences plant–soil feedback in a natural grassland. *Basic and Applied Ecology* 14: 506–514.

Krouk, G., Ruffel, S., Gutiérrez, R. A., Gojon, A., Crawford, N. M., Coruzzi, G. M. and Lacombe, B. 2011. A framework integrating plant growth with hormones and nutrients. *Trends in Plant Science* 16: 178-182.

Kulmatiski, A. and Beard, K. H. 2006. Activated carbon as a restoration tool: potential for control of invasive plants in abandoned agricultural fields. *Restoration Ecology* 14: 251–257.

Kulmatiski, A., Beard, K. H., Stevens, J. R. and Cobbold, S. M. 2008. Plant–soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters* 11: 980–992.

Lau, J. A., Puliafico, K. P., Kopshever, J. A., Steltzer, H., Jarvis, E. P., Schwarzländer, M., Strauss, S. Y. and Hufbauer, R. A. 2008. Inference of allelopathy is complicated by effects of activated carbon on plant growth. *New Phytologist* 178: 412–423.

Lankau, R. 2010. Soil microbial communities alter allelopathic competition between *Alliaria petiolata* and a native species. *Biological Invasions* 12: 2059-2068.

Leht, M. (toimetaja) 2007. Eesti taimede määraja. Eesti Loodusfoto, Tartu.

Lepik, A., Abakumova, M., Zobel, K. and Semchenko, M. 2012. Kin recognition is density-dependent and uncommon among temperate grassland plants. *Functional Ecology* 26: 1214–1220.

Li, W. D., Hou, J. L., Wang, W. Q., Tang, X. M., Liu, C. L. and Xing, D. 2011. Effect of water deficit on biomass production and accumulation of secondary metabolites in roots of *Glycyrrhiza uralensis*. *Russian Journal of Plant Physiology* 58: 538-542.

Linderman, R.G., 1994. Role of VAM Fungi in Biocontrol. In: Mycorrhizae and Plant Health, Pfleger, F.L. and R.G. Linderman (Eds.). The American Phytopathological Society, St. Paul, MN., USA., ISBN: 0-89054-158-2, pp: 1-27.

Maina, G. G., Brown, J. S. and Gersani, M. 2002. Intra-plant versus Inter-plant root competition in beans: avoidance, resource matching or tragedy of the commons. *Plant Ecology* 160: 235–247.

Mahall, B. E. and R. M. Callaway. 1991. Root communication among desert shrubs. *Ecology* 88: 874-876.

Mahall, B. E. and Callaway, R. M. 1992. Root communication mechanisms and intracommunity distributions of two mojave desert shrubs. *Ecology* 73: 2145–2151.

Mahall, B. E. and Callaway, R. M. 1996. Effects of regional origin and genotype on intraspecific root communication in the desert shrub *Ambrosia dumosa* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 83: 93-98.

Marschner, H. and Dell, B. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil* 159: 89–102.

Miki, T. 2012. Microbe-mediated plant–soil feedback and its roles in a changing world. *Ecological Research* 27: 509–520.

Milla, R., Forero, D. M., Escudero, A. and Iriondo, J. M. 2009. Growing with siblings: a common ground for cooperation or for fiercer competition among plants? *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences* 276: 2531–2540.

Moora, M. and Zobel, M. 1996. Effect of arbuscular mycorrhiza and inter- and intraspecific competition of two grassland species. *Oecologia* 108: 79–84.

Moora, M. and Zobel, M. 1998. Can arbuscular mycorrhiza change the effect of root competition between conspecific plants of different ages? *Canadian Journal of Botany* 76: 613 - 619.

Moora, M., Öpik, M., Sen, R., Zobel, M. 2004. Native arbuscular mycorrhizal fungal communities differentially influence the seedling performance of rare and common *Pulsatilla* species. *Functional Ecology* 18: 554 - 562.

Murphy, G. P. and Dudley, S. A. 2009. Kin recognition: Competition and cooperation in *Impatiens* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany* 96: 1990–1996.

Pierik, R., Mommer, L. and Voesenek, L. A. C. J. 2013. Molecular mechanisms of plant competition: neighbour detection and response strategies. *Functional Ecology* 27: 841-853.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. and R Core Team (2014). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-117, <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.

Poorter, H. and Nagel, O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 595–607.

Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P. and Mommer, L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* 193: 30–50.

R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Revilla, T. A., Veen, G. F. (C.), Eppinga, M. B. and Weissing, F. J. 2012. Plant–soil feedbacks and the coexistence of competing plants. *Theoretical Ecology* 6: 99–113.

Ryser, P. 1993. Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 4: 195–202.

Ryser, P. and Lambers, H. 1995. Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil* 170: 251–265.

Ryser, P. 1996. The importance of tissue density for growth and life-span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology* 10: 717–723.

Schnitzer, S. A., Klironomos, J. N., Hillerislambers, J., Kinkel, L. L., Reich, P. B., Xiao, K., Rilling, M. C., Sieks, P. B., Callaway, R. M., Manga, S. A., van Nes, E. H. and Scheffer, M. 2011. Soil microbes drive the classic plant diversity–productivity pattern. *Ecology* 92; 296–303.

Semchenko, M. Hutchings, M. J. and John, E. A. 2007. Challenging the tragedy of the commons in root competition: confounding effects of neighbour presence and substrate volume. *Journal of Ecology* 95: 252–260.

Semchenko, M., Lepik, M., Götzenberger, L. and Zobel, K. 2012. Positive effect of shade on plant growth: amelioration of stress or active regulation of growth rate? *Journal of Ecology* 100: 459-466.

Shmitt, J. and Wulff, R. D. 1993. Light spectral quality, phytochrome and plant Competition. *Tree* 8: 47-51.

Strack, D., Fester, T., Hause, B., Schliemann, W. and Walter, M. H. 2003. Arbuscular mycorrhiza: biological, chemical and molecular aspects. *Journal of Chemical Ecology* 29: 1955-1979.

Zobel, M., Moora, M. and Haukioja, E. 1997. Plant coexistence in the interactive environment: Arbuscular mycorrhiza should not be out of mind. *Oikos* 78: 202 - 208.

van der Putten, W. H., Bardgett R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J. N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J. A., Suding, K. N., van de Voorde, T. F. J. and Wardle, D. A. 2013. Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology* 101: 265–276.

Wagg, C., Jansa, J., Stadler, M., Schmid, B. and van der Heijden, M. G. A. 2011. Mycorrhizal fungal identity and diversity relaxes plant–plant competition. *Ecology* 92: 1303–1313.

Wahl, S. and Ryser, P. 2000. Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytology* 148: 459–471.

Wang, L., de Kroon, H. and Smits, A. J. M. 2007. Combined effects of partial root drying and patchy fertilizer placement on nutrient acquisition and growth of oilseed rape. *Plant and Soil* 295: 207–216.

Weir, T. L., Park, S-W and Vivanco, J. M. 2004. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. *Current Opinion in Plant Biology* 7: 472–479.

Weißhuhn, K. and Prati, D. 2009. Activated carbon may have undesired side effects for testing allelopathy in invasive plants. *Basic and Applied Ecology* 10: 500–507.

Whittaker, R. H. and Feeny, P. P. 1971. Allelochemicals: Chemical Interactions between species. *Science* 171: 757-771.

Wilson, S. D. and Tilman, D. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74: 599-611.

Wurst, S., Vender, V. and Rillig, M. C. 2010. Testing for allelopathic effects in plant competition: does activated carbon disrupt plant symbioses? *Plant Ecology* 211: 19–26.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Anette Sepp,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Taim-taim koevolutsiooni tähtsus looniidu koosluse kujunemisel,

mille juhendajad on prof. Kristjan Zobel ja PhD Marina Semtšenko,

1.1 reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2 üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **27.05.2014**